

Vida y Evolución

VOLUMEN II

DEBATE
ediciones del Prado

ATLAS DE LO EXTRAORDINARIO

VIDA Y EVOLUCIÓN

Volumen II

Dirección editorial de la serie:
Juan María Martínez
Ángel Lucía

Coordinación editorial de la serie:
Juan Ramón Azaola
Carlos Ponce

Dirección técnica de la serie:
Eduardo Peñalba

Coordinación técnica de la serie: Rolando Dias
Edición: Luis G. Martín, Íñigo Castro, Lourdes Lucía
James Bremner y Anne Kilborn
Fotografía y documentación gráfica: José María Sáenz
Almeida, Marta Carranza, Juan García Costoso, Nano
Cañas, Richard Philpott y Jazz Wilson
Directora de edición: Ruth Binney
Director de arte: David Goodman
Producción: Barry Baker y Janice Storr
Suscripciones: Francisco Perales
Texto: James Harpur y Jennifer Westwood
Versión castellana: María José García Ripoll

Título original: *The Atlas of Legendary Places*

ISBN: 84-7444-498-5 Volumen I
Depósito legal: B-1.241-1993

Impreso y encuadernado en Printer,
Cuatro Caminos, Sant Vicenç dels Horts (Barcelona)

Foto de cubierta: Las ruinas del templo de Delfos.
Fotografía de Zefa Picture Library.

ATLAS DE LO EXTRAORDINARIO

VIDA Y EVOLUCIÓN

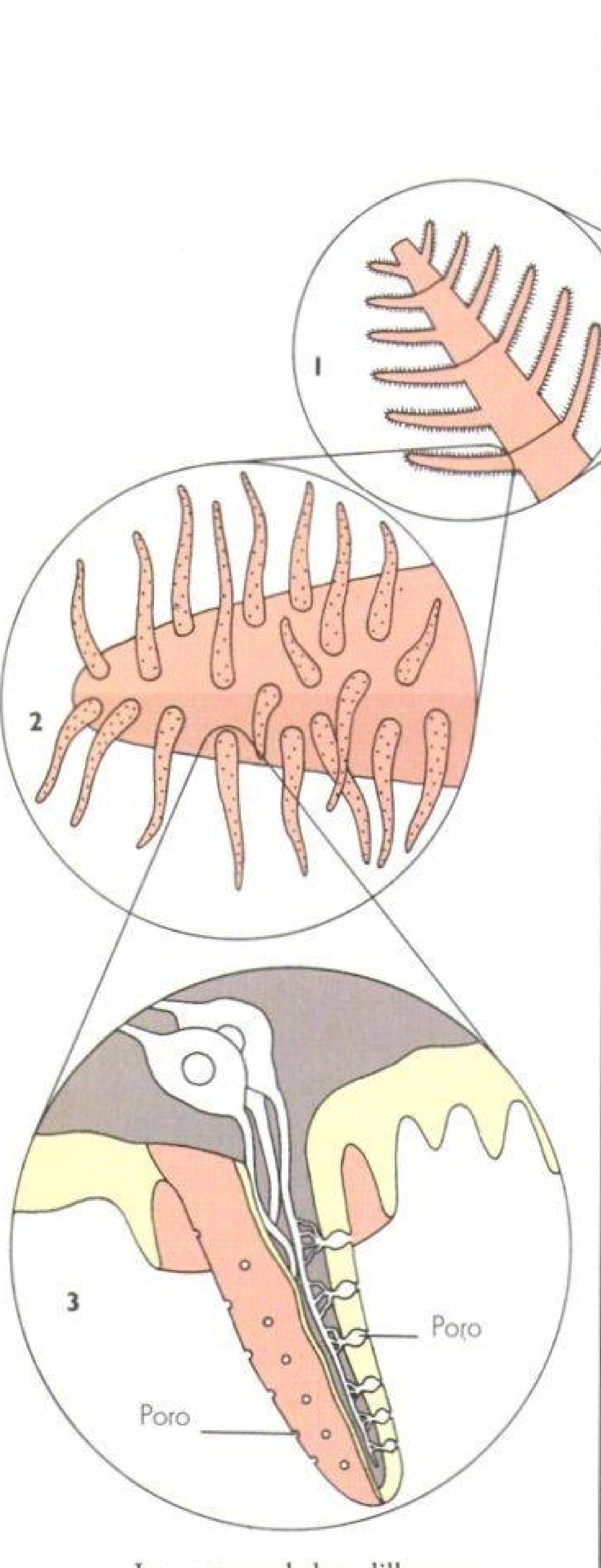
Volumen II



Sumario

Volumen II





Las antenas de la polilla poseen células ultrasensibles que responden a las feromonas, los aromas sexuales emitidos por las hembras. Cada barba lateral de la antena (1) está cubierta de diminutas bárbulas con poros (2). Una red de finísimos nervios conecta cada poro con células olfatorias del interior de la bárbula (3). Las moléculas aromáticas que flotan en el aire penetran por los poros y entran en contacto con las terminaciones nerviosas, estimulándolas para que transmitan el mensaje a las células sensoriales. Los poros están «sintonizados» para responder únicamente a las moléculas aromáticas de la propia especie.



ADAPTACIONES DE LOS SISTEMAS SENSORIALES

Todo ser viviente interacciona constantemente con su entorno. Con diversos grados de complejidad, los organismos son capaces de sentir los cambios que se producen en el mundo que los rodea y de reajustar su comportamiento o su metabolismo para adaptarse a dichos cambios. Incluso los virus son capaces de responder a los estímulos externos por medio de moléculas receptoras individuales situadas en su superficie externa. Así, las moléculas receptoras de la cubierta proteica de un virus responden a la presencia de moléculas complementarias en la superficie de sus células huéspedes específicas, lo cual permite al virus fijarse a la célula que posteriormente invadirá.

Un buitre que planea sobre una corriente termal por encima de la sabana africana divisa a otro buitre, a casi un kilómetro de distancia, que se lanza en picado desde las alturas. Dándose cuenta de que este segundo buitre ha descubierto un cadáver en el suelo, el primero responde planeando en la misma dirección para reclamar su parte de los despojos.

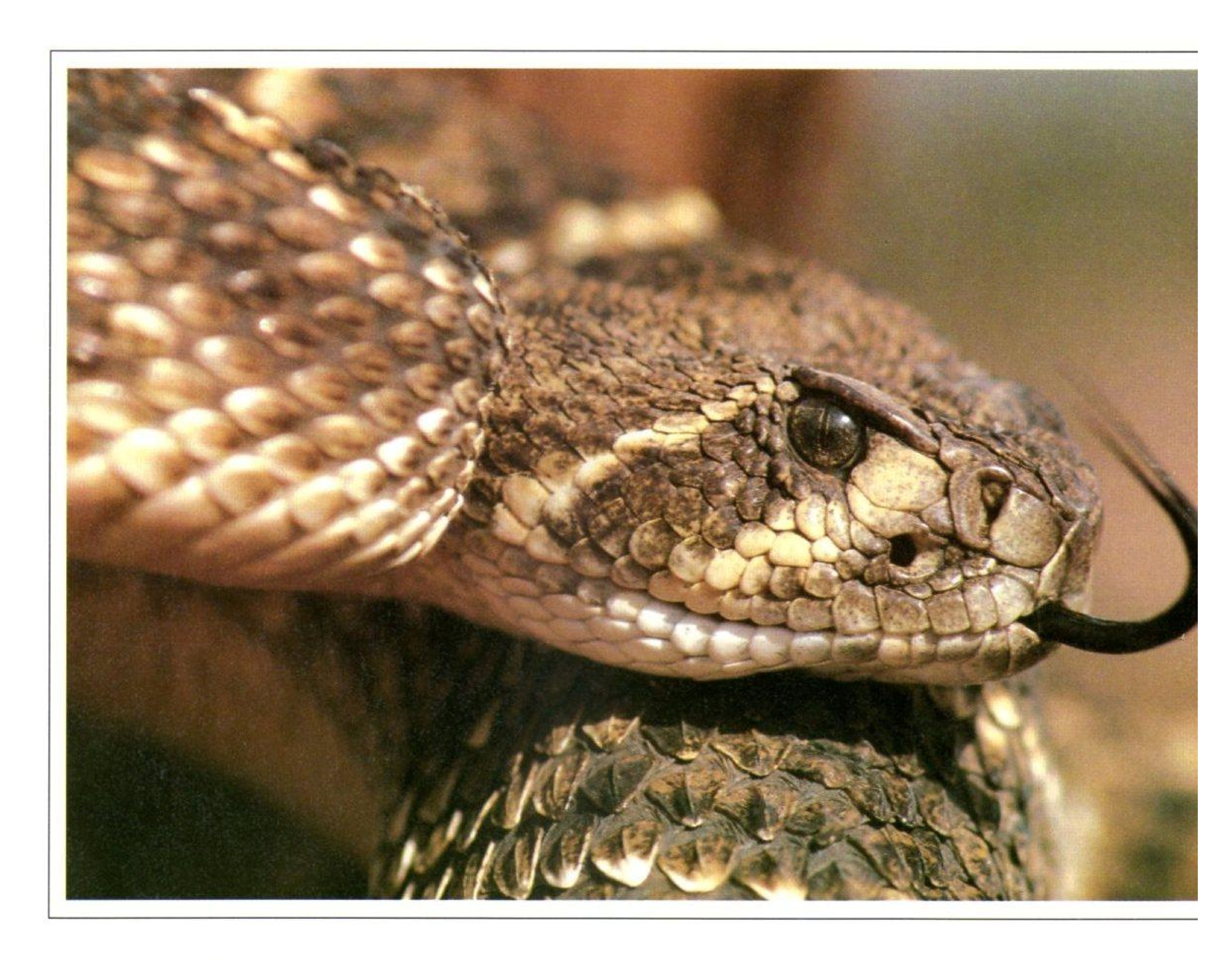
Una polilla macho vuela de noche a través del bosque, peinando el aire con sus dos hipersensibles antenas en busca de señales químicas. Este macho es capaz de captar la presencia de unas pocas moléculas del reclamo sexual oloroso —una feromona— emitido por una hembra de su misma especie a varios cientos de metros de distancia y responde volando en su dirección.

Una bacteria responde a la presencia de un nuevo tipo de azúcar en su entorno acuoso, activando el gen que dirige la síntesis de una enzima capaz de digerir el azúcar. Cuando el azúcar desaparece, el gen se desactiva, evitando la producción innecesaria de enzima.

Un protozoo unicelular —por ejemplo, una ameba— se desplaza sobre la superficie de una planta acuática. Cuando encuentra comida, bajo la forma de una diatomea también unicelular, se altera el funcionamiento de su superficie celular. En el punto de contacto, la membrana y el citoplasma de la ameba se retraen, englobando a la diatomea en una vacuola digestiva, donde es digerida.

Estas cuatro escenas dan una idea de cómo los diferentes organismos han desarrollado diferentes adaptaciones para sentir el entorno y responder a sus cambios. En todos los casos, cuando se percibe un cambio en el medio externo, el organismo recibe un estímulo que altera su actividad de modo adaptativo, para sacar el máximo partido del cambio. El buitre utiliza su visión de larga distancia para localizar una posible comida; la polilla distingue una señal química que le indica dónde encontrar pareja; la bacteria adapta su metabolismo para sacar provecho de una nueva fuente de alimento; la ameba altera su membrana celular para ingerir una presa.

Por medio de sus grandes antenas sensoriales, el macho de la polilla Atlas (*Attacus atlas, izquierda)* puede detectar las señales olfativas emitidas por las hembras. Como estas polillas sólo vuelan de noche, necesitan este tipo de señales para encontrar pareja.



UNA RED DE NERVIOS

Los animales pluricelulares con la complejidad estructural de una medusa o un platelminto —y por supuesto, los de mayor complejidad— han desarrollado toda una red de células que se ocupan de sus necesidades sensoriales y de respuesta: el sistema nervioso. Este sistema integrado de células nerviosas alargadas transmite mensajes codificados por todo el cuerpo del animal. Dichos mensajes consisten en pautas de impulsos eléctricos en las membranas de las células nerviosas.

El mensaje nervioso básico es un impulso eléctrico que se transmite rápidamente a lo largo de la célula nerviosa. El significado del mensaje depende del tipo de célula que lo envía y de la pauta de los impulsos transmitidos. Por ejemplo, cuando un estímulo del mundo exterior se hace más fuerte, aumenta también la frecuencia de los impulsos.

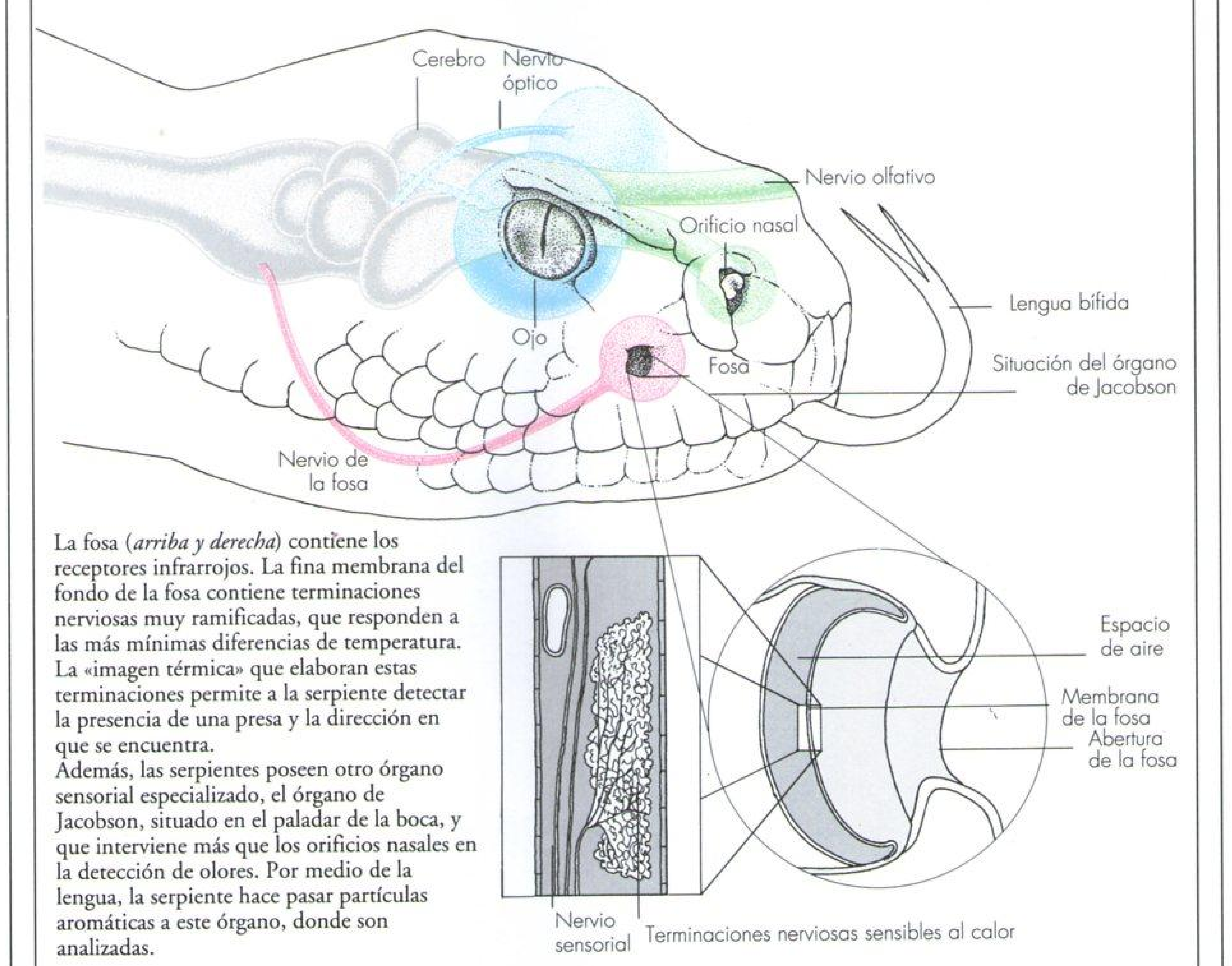
En general, los sistemas nerviosos se subdividen según sus diferentes tipos de células nerviosas, cada uno de los cuales tiene una función específica. Las células receptoras, como los conos de la retina del ojo humano, pueden captar un estímulo concreto del mundo exterior —la luz, en este caso— y lo traducen a una cadena codificada de impulsos nerviosos. Estas células receptoras, se encuentren donde se encuentren, son transductores sensoriales: un estímulo externo, como la luz, la temperatura, el contacto o una sustancia química, se traduce a una secuencia de cargas eléctricas en la membrana de la célula receptora. En los animales más complejos, estos transductores sensoriales forman parte de órganos como los ojos, los oídos, las fosas nasales o la lengua. La estructura individual de estos órganos de los sentidos está diseñada con gran precisión para canalizar los estímulos e interacciona directamente con las células receptoras.

Las células nerviosas sensoriales transmiten información codificada desde las células receptoras a un centro coordinador, una estructura nerviosa que puede ser un cerebro o un ganglio, que descifra el mensaje e inicia una respuesta. Las células efectoras transmiten esta respuesta a los órganos o tejidos del cuerpo, estimulando, por ejemplo, un músculo para que se contraiga, o

SENTIDOS DE LAS SERPIENTES

La serpiente de cascabel es capaz de localizar presas de sangre caliente, como esta rata, en la más completa oscuridad. Los receptores infrarrojos de las fosas de la serpiente elaboran una «imagen térmica» de su entorno inmediato, en la que la rata «brilla» entre los objetos más fríos que la rodean.





La fosa (*arriba y derecha*) contiene los receptores infrarrojos. La fina membrana del fondo de la fosa contiene terminaciones nerviosas muy ramificadas, que responden a las más mínimas diferencias de temperatura. La «imagen térmica» que elaboran estas terminaciones permite a la serpiente detectar la presencia de una presa y la dirección en que se encuentra.
Además, las serpientes poseen otro órgano sensorial especializado, el órgano de Jacobson, situado en el paladar de la boca, y que interviene más que los orificios nasales en la detección de olores. Por medio de la lengua, la serpiente hace pasar partículas aromáticas a este órgano, donde son analizadas.

En la cabeza de una serpiente de cascabel hay cuatro sistemas sensoriales, todos ellos imprescindibles para la caza: los ojos, la lengua bífida y sensitiva, los orificios nasales y las fosas que contienen los receptores infrarrojos. La lengua capta señales químicas, dejadas en el aire por los animales cercanos.





Los antepasados de los murciélagos fueron insectívoros, probablemente similares a las actuales musarañas *(arriba)*. Los estados intermedios entre las musarañas terrestres y los murciélagos —los únicos mamíferos con auténtica capacidad de vuelo— debieron ser parecidos a los lemures voladores *(derecha)*, que pueden planear con sus membranas de piel. Los primeros fósiles de animales semejantes a murciélagos corresponden al período Eoceno, hace 50 millones de años. Se cree que aquellos animales llevaban una vida muy similar a la de los murciélagos, volando de noche y capturando insectos al vuelo.





una glándula para que segregue una hormona.

SERPIENTES SENSIBLES AL CALOR

Un animal que posea un órgano sensorial muy sensible a un estímulo concreto dispone de una exquisita adaptación evolutiva que le proporciona claras ventajas sobre sus competidores, sus depredadores o sus presas. Existen, por ejemplo, dos familias de serpientes que han desarrollado originales adaptaciones sensoriales para detectar y localizar a sus presas por el calor corporal.

Los miembros de la subfamilia crotalinos, que incluye a las serpientes de cascabel, la mocasín acuática y la víbora de cabeza cobriza, poseen dos fosas sensibles al calor, una a cada lado de la cabeza, entre el ojo y el orificio nasal. Los de la familia boídos, como la boa constrictor y el pitón, tienen sus fosas termosensibles dispuestas en hileras en las escamas que rodean la boca.

Cada fosa actúa como una diminuta cámara que enfoca la radiación infrarroja (calórica) hacia una parte de la membrana termosensible de su interior. La serpiente interpreta la posición de este «punto caliente» como una indicación de la dirección en que se encuentra la fuente de calor. Sin recurrir a la vista, una serpiente de cascabel puede localizar y atacar a un ratón con un error máximo de cinco grados. La sensibilidad de sus fosas termosensibles es asombrosa: cada fibra nerviosa de la membrana puede detectar cambios de temperatura tan minúsculos como tres milésimas de grado centígrado.

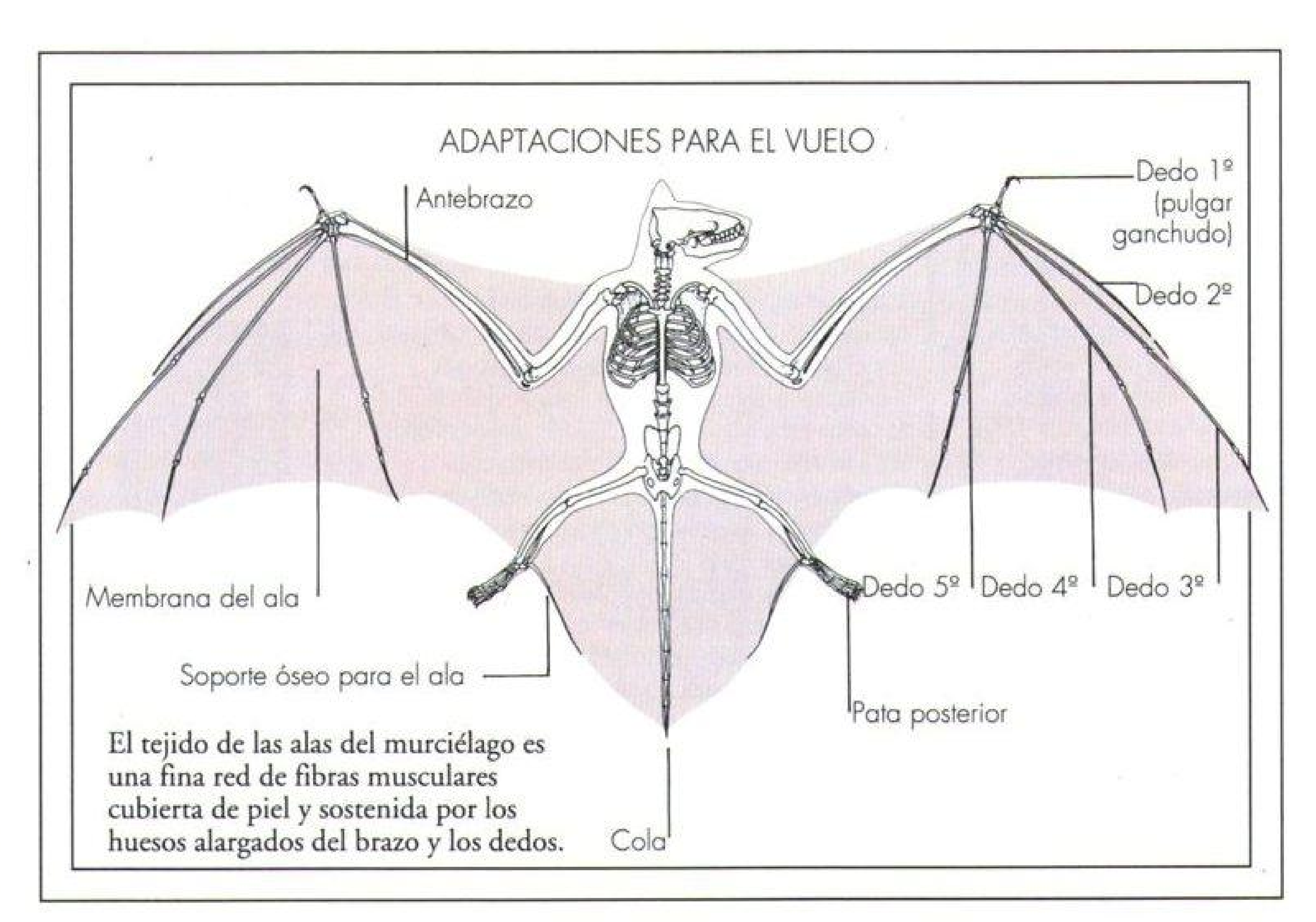
La información sensorial de las fosas termosensibles se procesa en las mismas partes del cerebro que la información visual, lo cual parece indicar que la serpiente es capaz de integrar imágenes ópticas e infrarrojas para obtener una imagen compuesta de su entorno. Al adaptar de este modo sus sensores y sus equipos nerviosos para interpretar señales calóricas, las serpientes —animales de sangre fría— han sacado un partido mortífero de la elevada temperatura corporal de las aves y mamíferos, animales de sangre caliente. En el mundo nocturno de la serpiente de cascabel, un ratón o un ave oculta en su nido brillan como un letrero de neón. Estos aparatos sensoriales aumentan la eficacia de la serpiente como depredador, lo cual constituye una clara ventaja evolutiva.

Los murciélagos pueden volar tan bien como las aves y capturar presas al vuelo en la más completa oscuridad. Cuando el murciélago localiza una presa con su sistema de radar, utiliza sus alas flexibles para golpearla y llevársela a la boca *(derecha)*.

SENSIBILIDAD A LOS ULTRASONIDOS

Entre los mamíferos, los murciélagos sólo son superados en número de especies por los roedores. Este increíble éxito se debe, casi con seguridad, a una importante innovación sensorial: la ecolocalización ultrasónica, combinada con un método muy especial de locomoción.

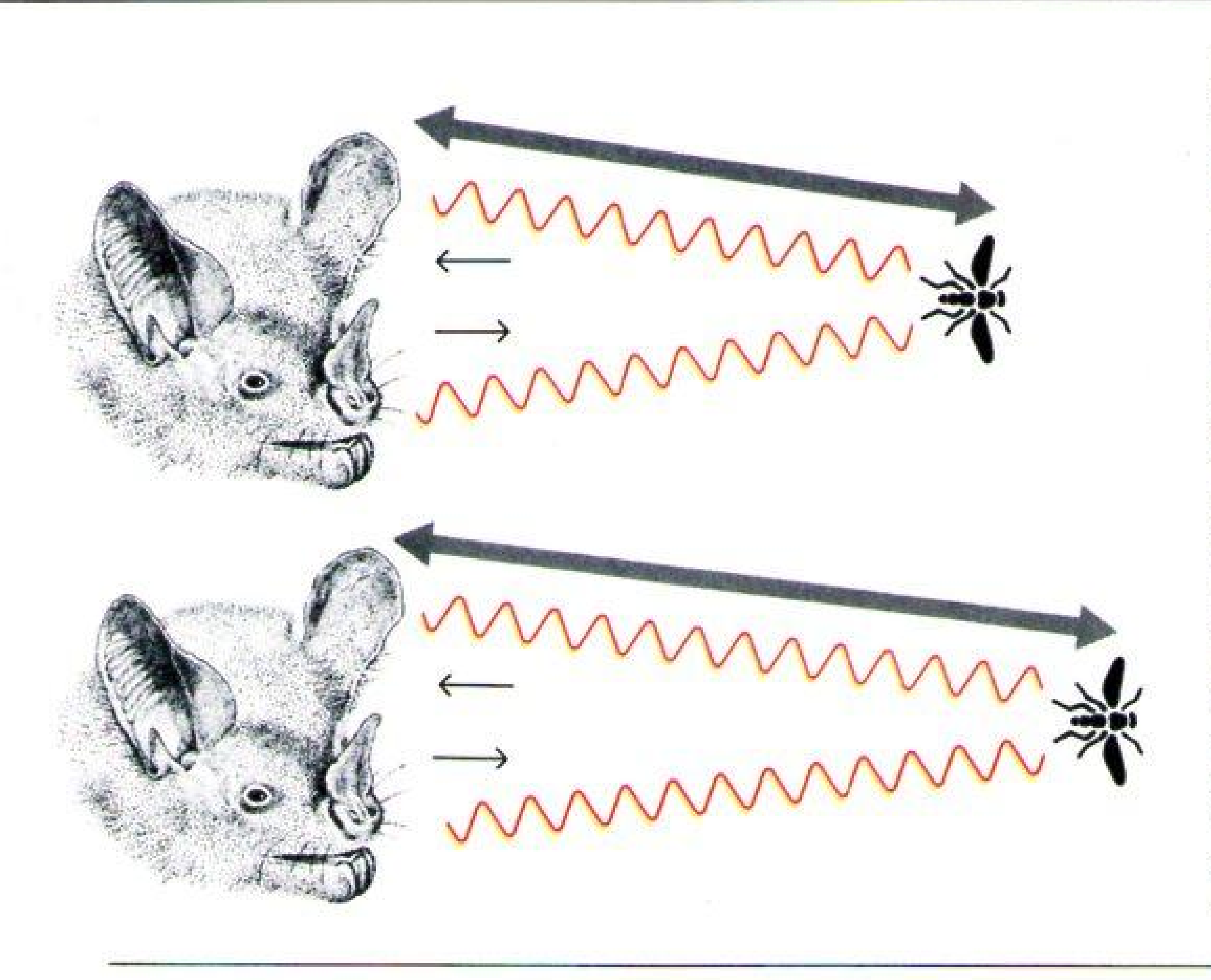
Los murciélagos son los únicos mamífe-



El tejido de las alas del murciélago es una fina red de fibras musculares cubierta de piel y sostenida por los huesos alargados del brazo y los dedos.

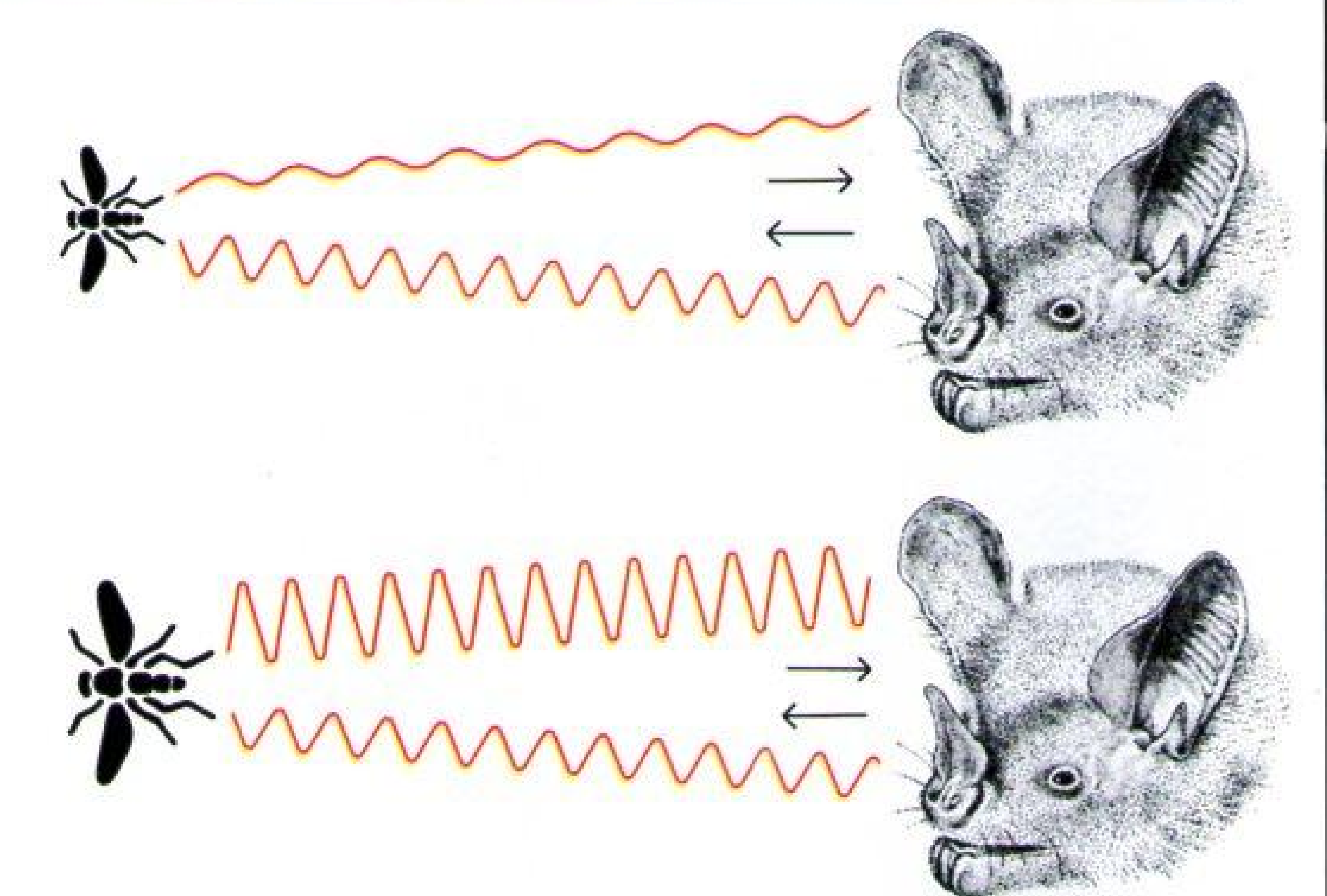


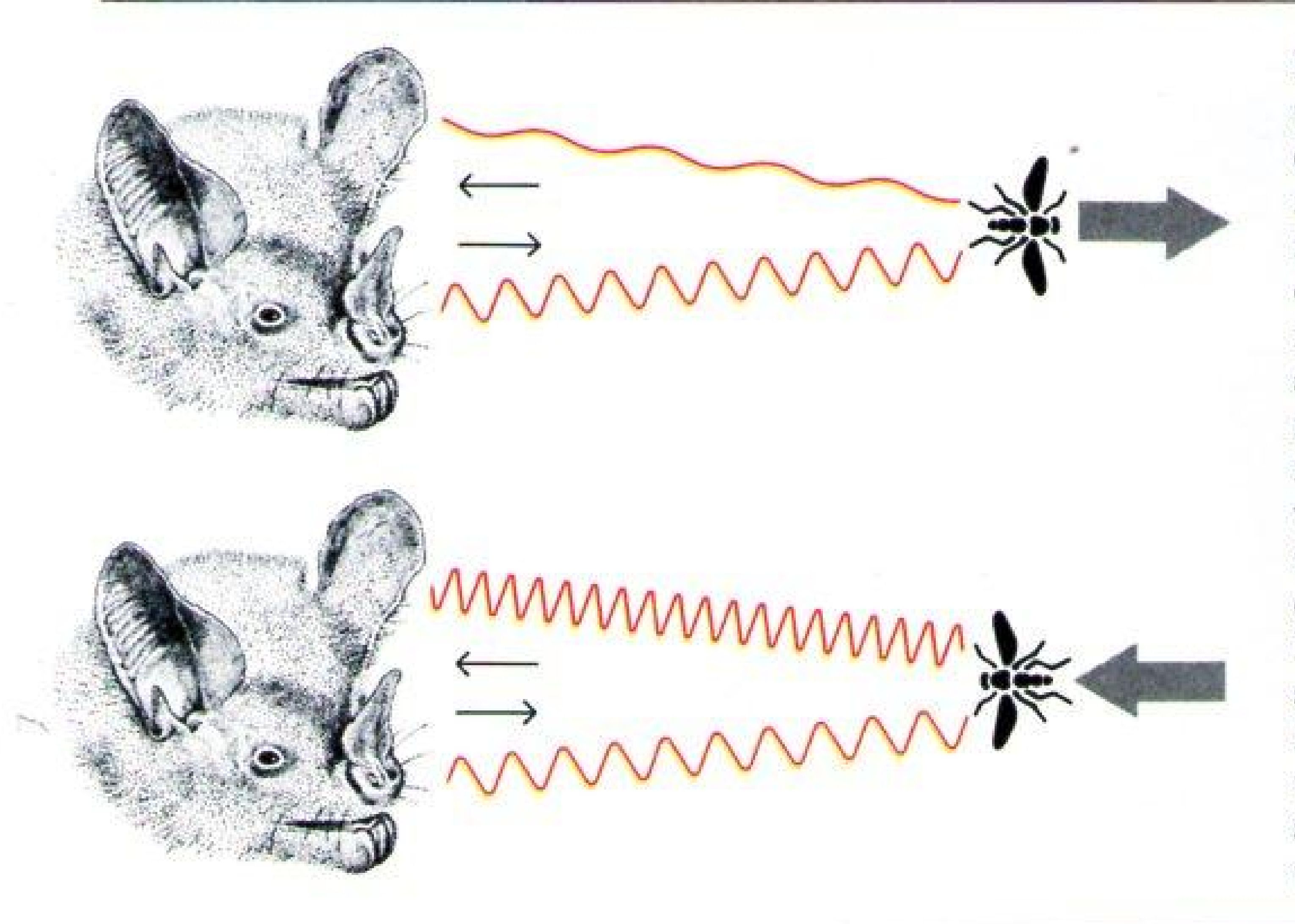




El sistema de localización ultrasónica del murciélago proporciona diferentes tipos de información. En primer lugar, el tiempo transcurrido desde que el murciélago emite un chillido ultrasónico hasta que el eco reflejado regresa a los oídos permite determinar la distancia a la que se encuentra la presa. Cuanto más lejos esté, más tardará el eco en regresar.

Una vez determinada la distancia a la que se encuentra la presa, se puede calcular su tamaño. Las presas grandes reflejan más sonido que las pequeñas (el eco es más intenso). En el esquema, la diferencia de volumen viene indicada por la altura de las ondas.





Parte del ultrasonido se emite en una frecuencia muy precisa, que al reflejarse en un objeto en movimiento se altera según los movimientos del mismo. Esta variación de tonalidad se conoce como efecto Doppler. Si la presa se aleja del murciélago, la tonalidad baja; pero si se acerca, la tonalidad sube.

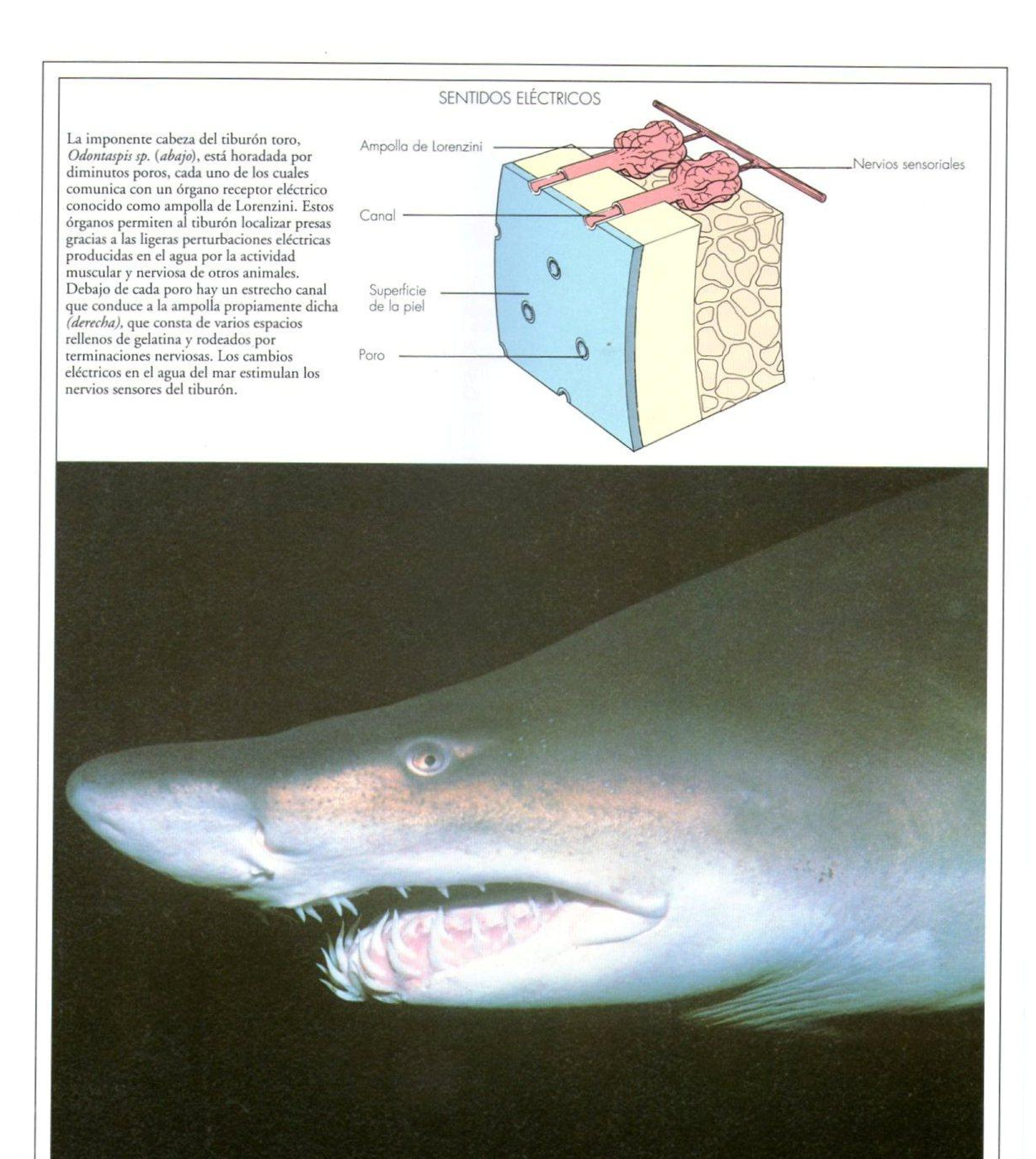
ros capaces de volar por propio impulso. Sus brazos se han transformado en alas, con amplias membranas de piel que se extienden entre los larguísimos dedos de sus manos, y estas alas proporcionan la suficiente fuerza ascensional y el impulso necesario para realizar fantásticas maniobras en el aire. Casi todas las especies de murciélagos explotan esta habilidad para capturar insectos al vuelo. Pero si cazaran a la luz del día tendrían que competir por la comida con innumerables especies de aves. En cambio, con ayuda de sus sentidos exclusivos, los murciélagos se han convertido en los señores del aire nocturno, capaces de volar, localizar a su presa y capturarla en la más completa oscuridad. La consecuencia evolutiva es que las aves y los murciélagos se han repartido los derechos de caza de insectos voladores: casi todas las aves cazan de día; los murciélagos, de noche.

La sensibilidad a los ecos ultrasónicos permite a los murciélagos localizar insectos con asombrosa precisión (ver ilustración) y volar en la oscuridad. Al volar, emiten chillidos y bufidos ultrasónicos, tan agudos que el oído humano no puede percibirlos. Cuando estos impulsos sonoros chocan con un objeto, el eco rebota y es captado por las enormes y sensibles orejas del murciélago. El cerebro interpreta estos ecos para elaborar un complicado mapa tridimensional del entorno. Se podría decir que los murciélagos «ven» mediante sonidos. Aun en la más absoluta oscuridad, son capaces de sortear ligerísimos obstáculos, capturar a la polilla más rápida e incluso distinguir entre un insecto y otro.

SENTIDOS ELECTRICOS

Los murciélagos no son los únicos animales que poseen capacidades sensoriales que superan el repertorio predominantemente visual de los seres humanos. Los tiburones, las rayas, algunos peces óseos de agua dulce e incluso el ornitorrinco poseen la capacidad de percibir y responder a los cambios eléctricos de su entorno. Por supuesto, en último término todos los sentidos podrían considerarse eléctricos, ya

La excrecencia nasal aplanada de este murciélago, *Micronycteris megalotis* (*izquierda*), forma parte de su sistema sensorial. Los chillidos ultrasónicos se emiten por la nariz, y la excrecencia los dirige hacia delante, formando un cono de sonido. Las enormes orejas en forma de plato captan los ecos reflejados.



SENTIDOS ELÉCTRICOS

La imponente cabeza del tiburón toro, *Odontaspis sp.* (*abajo*), está horadada por diminutos poros, cada uno de los cuales comunica con un órgano receptor eléctrico conocido como ampolla de Lorenzini. Estos órganos permiten al tiburón localizar presas gracias a las ligeras perturbaciones eléctricas producidas en el agua por la actividad muscular y nerviosa de otros animales. Debajo de cada poro hay un estrecho canal que conduce a la ampolla propiamente dicha *(derecha)*, que consta de varios espacios rellenos de gelatina y rodeados por terminaciones nerviosas. Los cambios eléctricos en el agua del mar estimulan los nervios sensores del tiburón.

que toda célula receptora transforma un estímulo externo en una cadena de impulsos eléctricos que se transmiten a lo largo del sistema nervioso.

Pero los animales con auténtico sentido eléctrico son capaces de responder a corrientes eléctricas infinitesimalmente pequeñas. Un tiburón, por ejemplo, puede localizar las minúsculas perturbaciones eléctricas generadas por los nervios y músculos de una presa enterrada en la arena del fondo del mar.

La piel de los tiburones y las rayas posee células electrorreceptoras, conectadas al sistema nervioso. Estas células forman acúmulos que se llaman ampollas de Lorenzini, situadas al extremo de sendos canales de gelatina conductora, que parten de un poro en la superficie de la piel. Las hileras de ampollas actúan como antenas que captan las señales eléctricas más débiles. Los experimentos de comportamiento con presas enterradas u ocultas han revelado que los receptores eléctricos actúan en combinación con un sentido químico muy agudo —una especie de «olfato» subacuático— para ayudar a los peces carnívoros a localizar a sus presas.

En 1988 se descubrió la existencia de receptores eléctricos en el pico flexible del ornitorrinco; se cree que sirven para localizar a las presas bajo las aguas turbias. Un año después se descubrieron receptores similares en la punta del hocico del equidna, un pariente cercano del ornitorrinco.

DESCARGAS ELÉCTRICAS

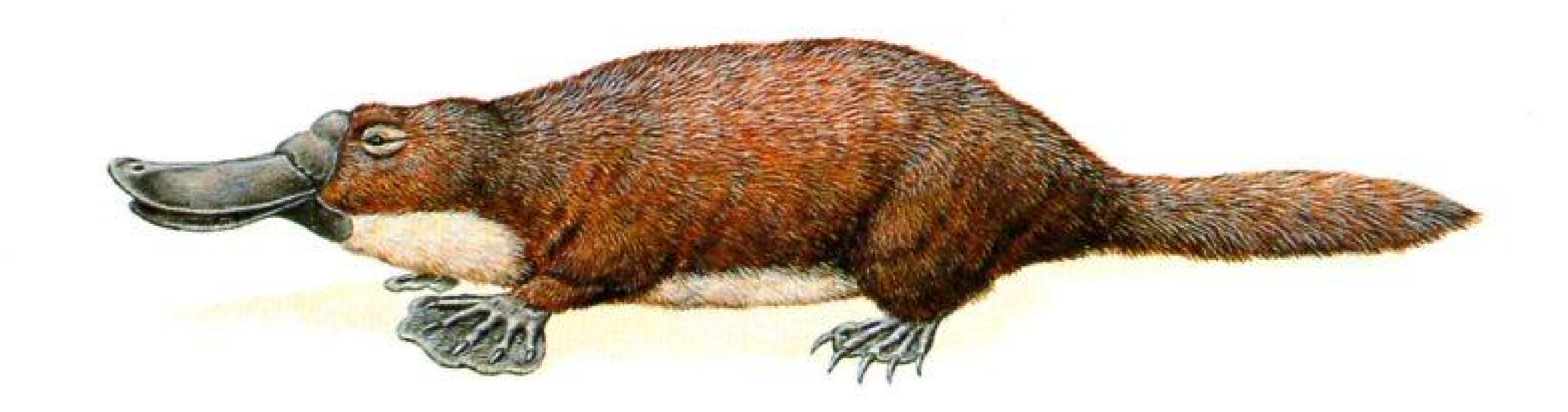
Algunos peces, en lugar de sentirlas, generan descargas eléctricas. Las anguilas eléctricas, el siluro eléctrico y la raya torpedo poseen células musculares especializadas —que en las anguilas eléctricas constituyen el 58 por 100 del peso del cuerpo—, que producen fuertes descargas, capaces de aturdir o matar a las presas y de ahuyentar a los depredadores. La anguila eléctrica, *Electrophorus electricus,* puede emitir una descarga de 600 voltios durante unos milisegundos, con una intensidad de medio amperio.

Hasta los años sesenta, se creía que los peces generaban electricidad con fines exclusivamente ofensivos o defensivos. Pero entonces se descubrió que ciertos peces de agua dulce, en particular los peces africanos de «trompa de elefante» (familia mormíridos) emiten descargas eléctricas como parte de su sistema sensorial. Sus células musculares modificadas emiten una serie continua de descargas de 5 voltios, a un ritmo de unas 300 por segundo, creando un campo eléctrico similar a las líneas de fuerza que se forman en torno a un imán.

Los receptores eléctricos de la piel de los mormíridos perciben la forma y la intensidad del campo. Cualquier distorsión provocada por un objeto —animado o inanimado— es captada por los receptores de la piel e interpretada sobre el mapa eléctrico del entorno inmediato del pez. Este mapa permite al pez navegar y localizar presas incluso en aguas muy turbias. Los experimentos revelan que los receptores pueden responder a gradientes de voltaje de tres cienmillonésimas de voltio por centímetro. El nicho ecológico de los peces mormíridos es, como el de los murciélagos, una consecuencia de su extraordinaria capacidad sensorial.

PECES ELÉCTRICOS

Algunos peces poseen una especie de visión eléctrica. Los mormíridos *(arriba)* tienen hileras de células musculares a lo largo del cuerpo, que generan pulsaciones eléctricas y las transmiten al agua, creando un campo eléctrico alrededor del pez. Cualquier objeto que penetre en el campo lo distorsiona, y los receptores eléctricos de la piel del pez captan estas distorsiones, permitiéndole localizar el objeto.



El ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*) presenta algunas adaptaciones sorprendentes. Su hocico en forma de pico de pato posee miles de receptores eléctricos. El ornitorrinco busca comida en el fondo de ríos y lagos de aguas turbias, y los receptores le ayudan a localizar presas y sortear obstáculos.

¿Cómo pueden haber evolucionado estos sistemas sensoriales? Todos los músculos, al funcionar, generan actividad eléctrica. Es muy posible que ciertas mutaciones en las células musculares de los antepasados de las anguilas eléctricas y los mormíridos incrementaran dicha actividad eléctrica. En el primer grupo, este proceso desembocó en el desarrollo de un sistema para aturdir o matar a las presas; en el segundo, las mutaciones dieron como resultado la formación de un campo eléctrico al que podían responder ciertas células sensoriales preexistentes.

EL SENTIDO DE LA VISTA

Los seres humanos son criaturas predominantemente visuales, con excelente visión estereoscópica. Sus ojos pueden responder a la luz y el color en una gama de intensidades muy amplia, desde la penumbra a la luz intensa de los trópicos. El hecho de que los ojos humanos y los de casi todos los demás vertebrados presenten un diseño estructural común parece indicar que estos órganos sensoriales aparecieron en las primeras etapas de la evolución del grupo. Las variaciones del diseño básico representan modificaciones y adaptaciones adquiridas como consecuencia de la diver-



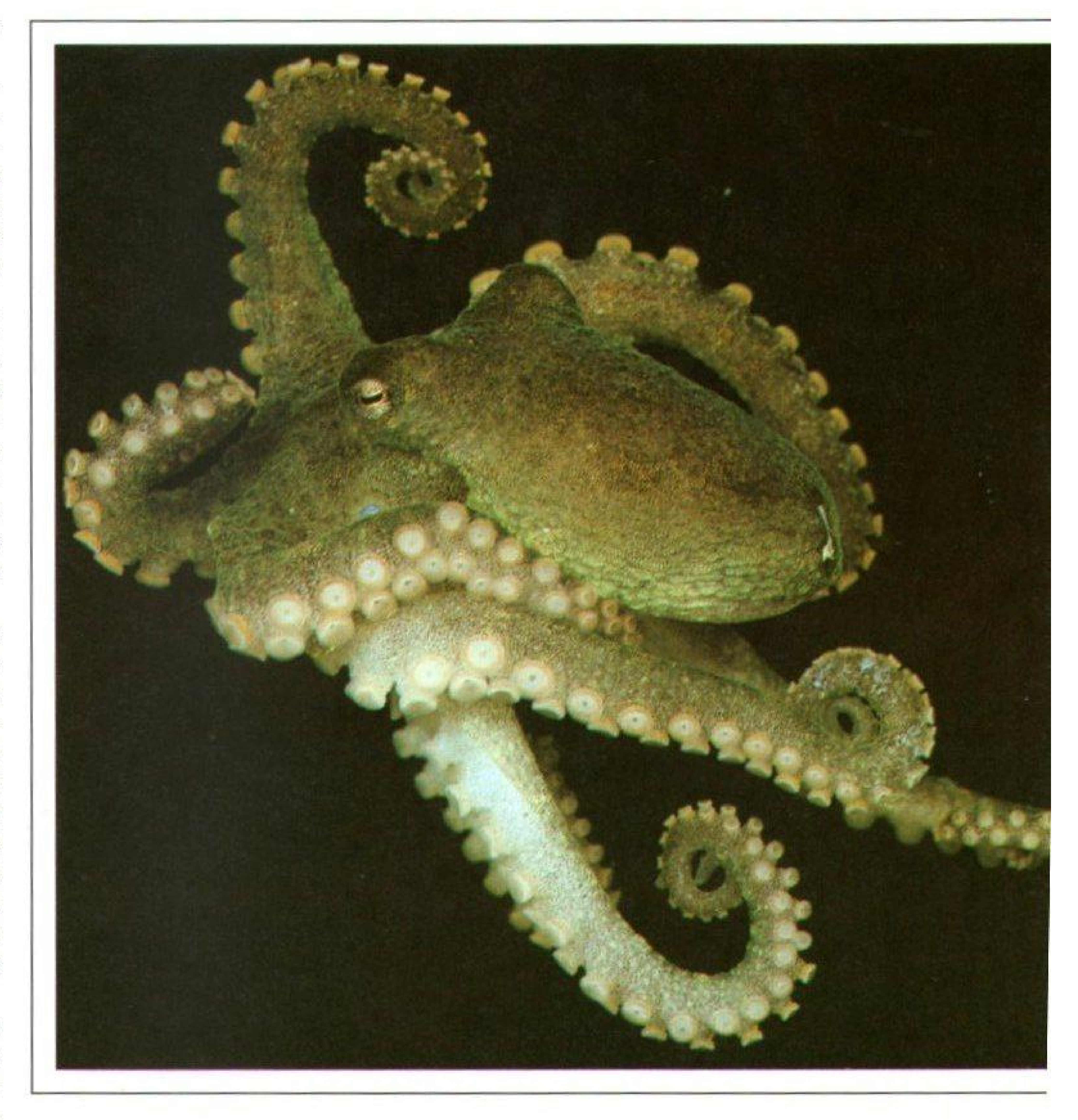
sificación de los vertebrados para ocupar nuevos hábitats y nichos.

El ojo de los vertebrados es una complicada cámara viviente, que no produce instantáneas aisladas, sino una continua traducción de una imagen óptica a impulsos nerviosos. En este aspecto, el ojo es más comparable a una cámara de televisión, que transmite una imagen en movimiento a una estación, en forma de señales electrónicas.

La capa curva que tapiza el fondo del interior del ojo —la retina— consta de millones de células receptoras, pigmentadas y sensibles a la luz, llamadas conos y bastones, conectadas al nervio óptico por medio de un complicado sistema de fibras nerviosas. Los bastones responden a la luz de baja intensidad (de cualquier color), mientras que los conos son sensibles a los colores en condiciones de luz intensa.

Las restantes estructuras del ojo se encargan de que las imágenes del mundo exterior se enfoquen en la retina, a pesar de las fluctuaciones de luz. La córnea y el cristalino desvían los rayos de luz para que la imagen se forme en la retina. Los músculos alteran la forma del cristalino para enfocar objetos cercanos o distantes. Los párpados y el iris controlan la cantidad de luz que penetra en el ojo (los músculos del iris reducen el diámetro de la pupila cuando la luz es intensa, y lo agrandan cuando la luz es escasa).

El ojo de un pulpo presenta muchas características de diseño comunes al ojo típico de los vertebrados: forma aproximadamente esférica, retina curva y sensible a la luz en el fondo de su superficie interna, cristalino transparente de enfoque ajustable, y un iris para controlar la cantidad de luz que penetra en el ojo.



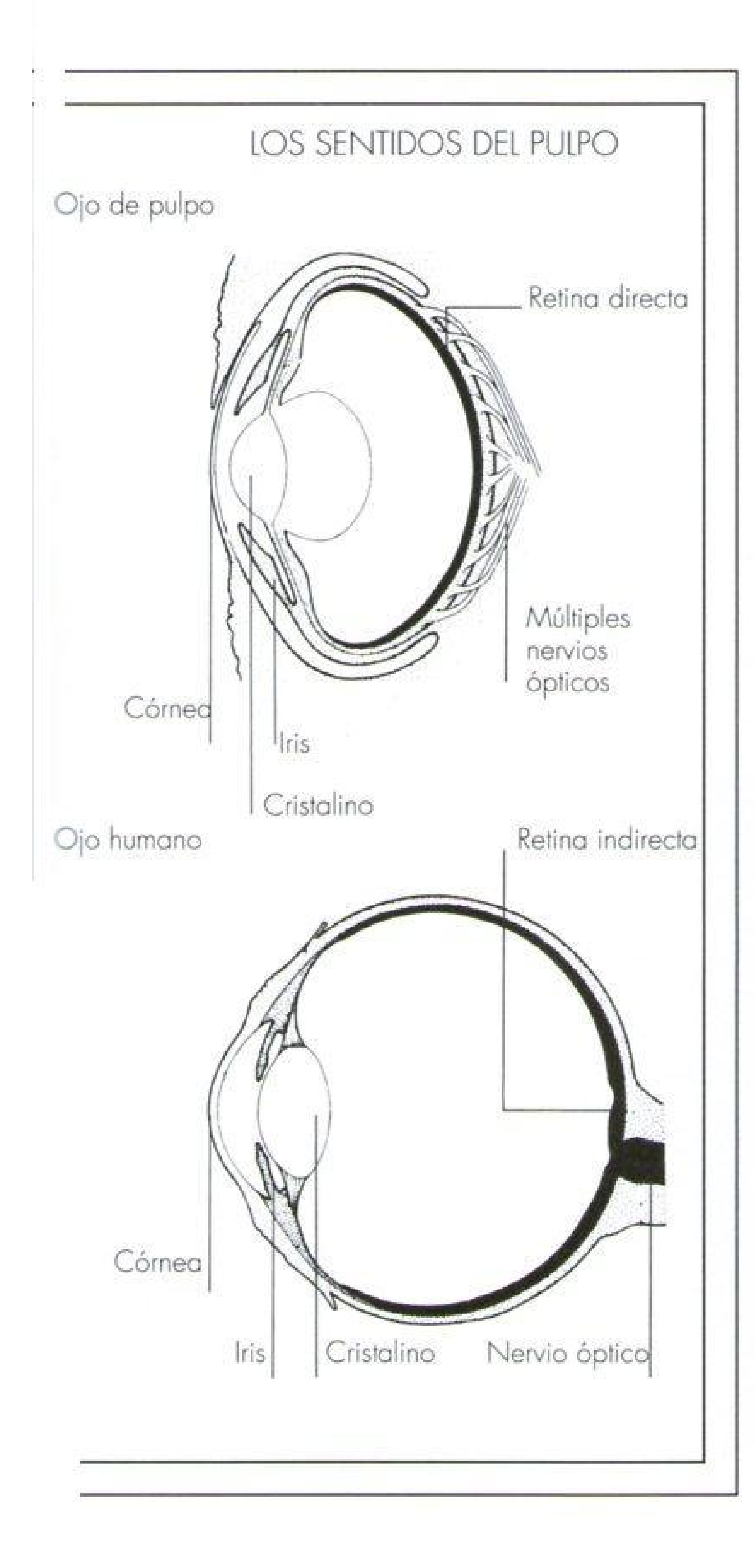
Estas correspondencias resultan especialmente notables porque los ojos del pulpo y de los vertebrados han evolucionado por vías completamente independientes. El último antepasado común de los vertebrados y los cefalópodos debió vivir a finales del Precámbrico, mucho antes de que ninguno de los dos grupos desarrollaran los ojos que actualmente poseen.

OJOS COMPUESTOS

Otro sistema muy eficaz de formación de imágenes visuales —el ojo compuesto, de múltiples facetas— ha evolucionado en muchos grupos de artrópodos, incluyendo insectos como las abejas y crustáceos como las langostas. Cada faceta es la lente exterior de una unidad semejante a un telescopio en miniatura, que apunta en una dirección ligeramente diferente a la de las demás facetas. En la base de la unidad hay un conjunto tubular de células receptoras sensibles a la luz, conectado al nervio óptico.

Los ojos compuestos funcionan de dos maneras diferentes. En la primera modalidad, cada unidad del ojo está rodeada por una vaina de pigmento denso, que permite a las células fotosensibles funcionar independientemente, aunque todas contribuyen a la imagen definitiva que se forma en el ganglio coordinador. La unidad produce el equivalente a un *pixel* (elemento gráfico) en una imagen de ordenador. En la segunda modalidad no existe dicho pigmento, y el conjunto de todas las unidades, con sus lentes y espejos, produce una imagen única y consolidada, al nivel de las células receptoras de la luz. Este método, llamado de superposición, resulta especialmente eficaz en condiciones de luz poco intensa.

A pesar de su variedad, la materia prima evolutiva de los artrópodos, los moluscos y los vertebrados sólo ha producido dos sistemas básicos de sensibilidad visual de alta definición. Los octópodos y los vertebrados han desarrollado variantes independientes de un mismo sistema, y los artrópodos el otro. El larguísimo historial evolutivo de estos importantísimos sistemas receptores se pone de manifiesto en los ojos compuestos de los trilobites que vivieron hace 500 millones de años. Estos antiguos artrópodos, extinguidos hace muchísimo tiempo, captaban imágenes ópticas del fondo marino utilizando el mismo mecanismo que emplean las abejas para localizar flores.



El pulpo *(arriba izquierda)* ha desarrollado mucho sus sentidos del tacto y la vista. Las numerosas ventosas de sus ocho tentáculos son artilugios mecánicos para agarrar objetos y ayudar al movimiento, pero además contienen muchos nervios sensores, gracias a los cuales el pulpo distingue el tamaño y la forma del objeto que tocan sus ventosas.

Los ojos del pulpo son, probablemente, los más complicados que existen entre los invertebrados, y su estructura se basa en los mismos principios que el ojo de los mamíferos. Sin embargo, a pesar de su similitud, los dos sistemas han evolucionado por separado: dos líneas de desarrollo han encontrado la misma respuesta al problema de la visión de alta resolución. La distancia evolutiva entre ambas queda de manifiesto al comparar las retinas, que se basan en principios completamente diferentes. El pulpo posee una retina directa, en la que las células fotorreceptoras están muy próximas a la entrada de luz. El ojo humano tiene retina indirecta, con los fotorreceptores lejos de la entrada de luz y cubiertos por una capa de células nerviosas y vasos sanguíneos.

Los ojos compuestos de los insectos están formados por centenares de elementos tubulares, cada uno de ellos con una faceta en su parte exterior. Así pues, la superficie del ojo es una rejilla regular de minúsculas facetas, como se aprecia en esta imagen ampliada *(arriba)*. La luz que pasa a través de las facetas es captada por las células de la retina, en bastones o rabdomas situados en la base de cada tubo.

Sector de un ojo compuesto de un insecto

Una unidad del ojo compuesto de un insecto

Faceta superficial (lente)

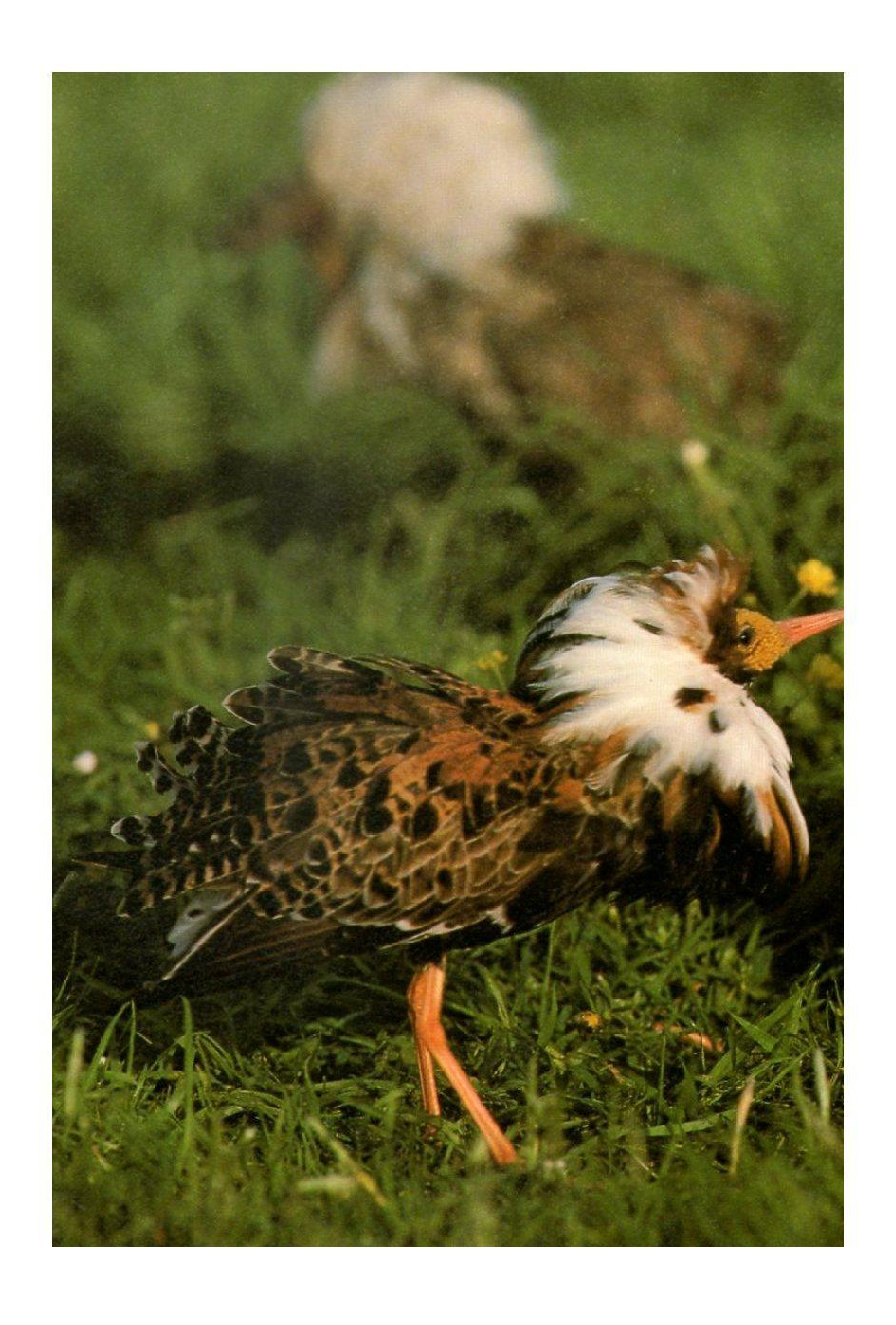
Lente cónica interna

Células pigmentadas

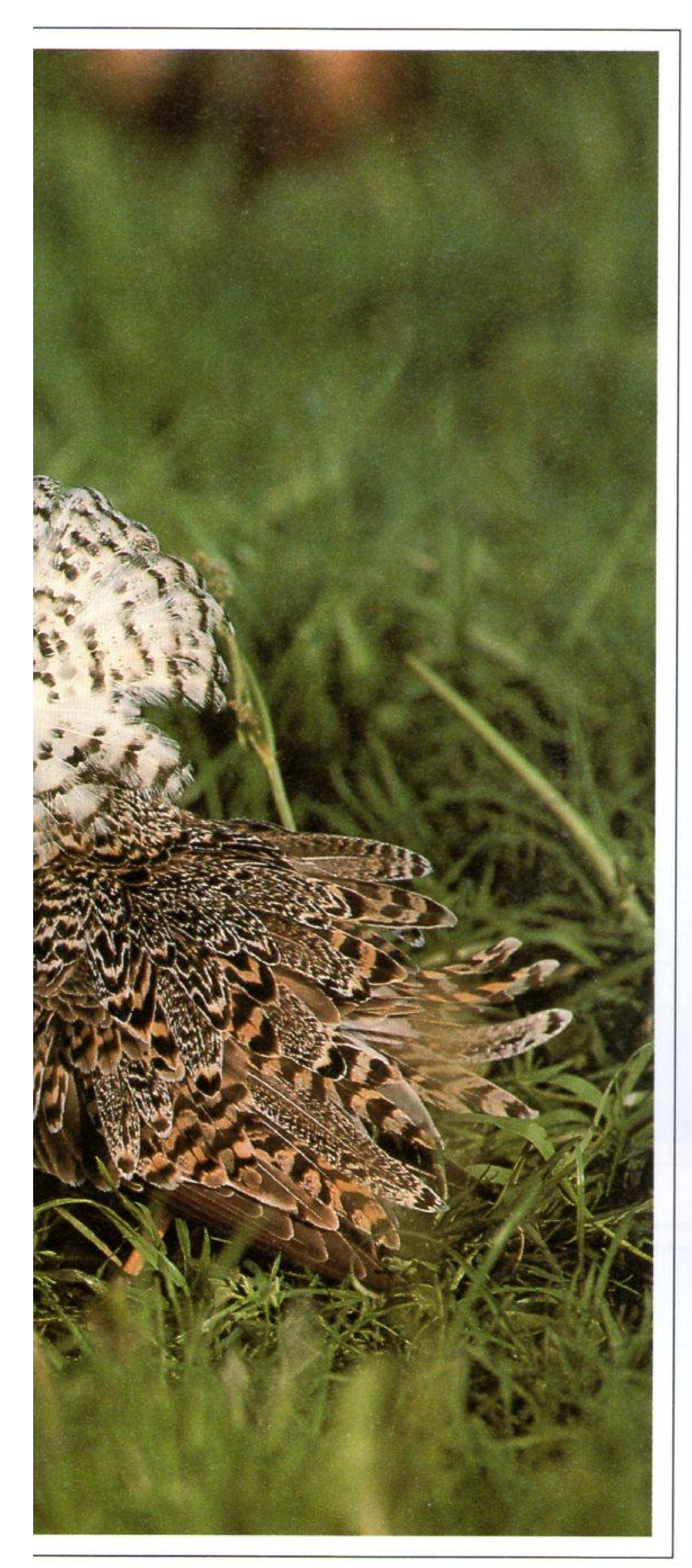
Células de la retina

Rabdoma

Nervio sensorial que va al cerebro



ADAPTACIONES DE CONDUCTA



Los ciervos machos que se enfrentan haciendo chocar sus cornamentas, las aves exóticas que ejecutan complicadas danzas de galanteo, el alegre jugueteo de las jóvenes nutrias... casi todo lo que un animal hace es una forma de comportamiento. Y como cualquier otra característica heredable, el comportamiento está sometido a la evolución adaptativa, ya que las especies animales responden a los cambios de su entorno alterando sus actividades, es decir, alterando su comportamiento para adaptarse a las nuevas condiciones.

El concepto de comportamiento suele asociarse con animales que poseen cerebro, sistema nervioso y músculos para controlar y coordinar los movimientos, pero también las plantas verdes, los hongos y los microorganismos tienen «comportamiento», aunque sea en formas más restringidas. Las plantas tienen tropismos (movimientos de ciertas partes de la planta para acercarse o alejarse de un estímulo importante, como la luz, el agua o la gravedad). Los microorganismos nadan hacia cualquier fuente de alimento disuelta en el agua en la que viven. Algunas bacterias contienen incluso minúsculas partículas magnéticas que les permiten nadar en direcciones concretas, siguiendo el campo magnético de la Tierra.

Las pautas de conducta son heredables, pero todavía existen controversias acerca de hasta qué punto están predeterminadas por la constitución genética. Algunos rasgos de comportamiento, como la construcción de telas por las arañas, son instintivos y automáticos, y se transmiten directamente de generación en generación. Pero otros —en organismos como los mamíferos, que poseen la capacidad genéticamente determinada de modificar su conducta de acuerdo con su experiencia pasada— son aprendidos, y su base hereditaria es, en parte, indirecta.

Casi todos los expertos coinciden en que los dos tipos de comportamiento coexisten, pero el equilibrio entre ambos varía en los diferentes grupos zoológicos. El comportamiento de la mayoría de los insectos, por ejemplo, es muy estereotipado e instintivo, mientras que casi todos los primates dan muestras de conducta aprendida y modificable. Ambas estrategias resultan eficaces para los organismos en cuestión.

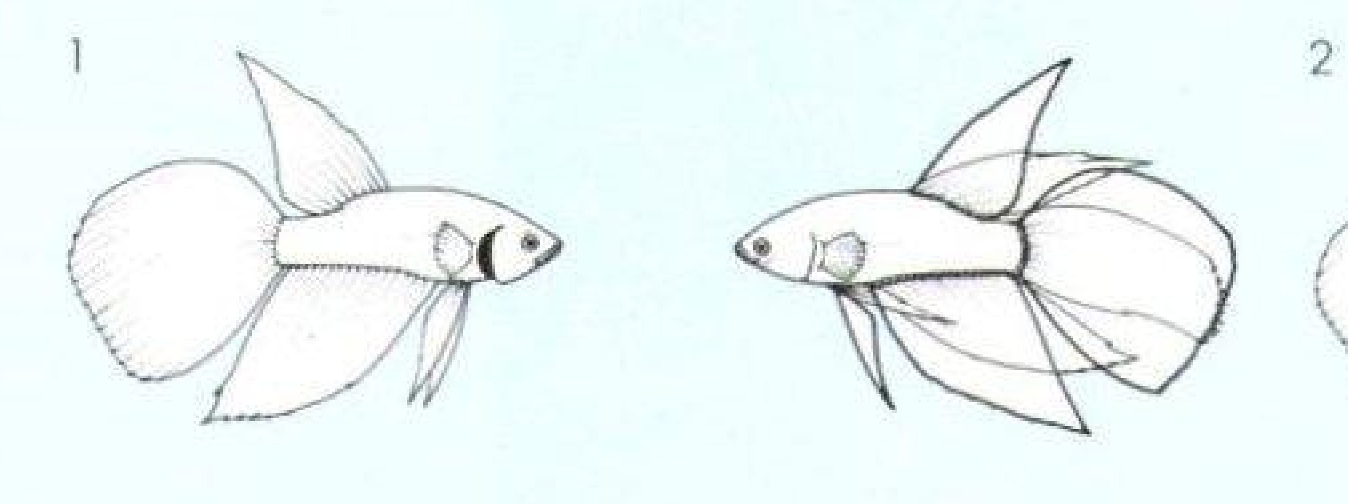
Las adaptaciones de conducta son caracteres evolutivos importantes, tanto como las diferencias en la longitud de las alas de las aves o las distintas variantes de la hemoglobina en los seres humanos. Al igual que los caracteres físicos, los caracteres de conducta pueden afectar de manera decisiva a la supervivencia y el éxito reproductivo de los animales individuales.

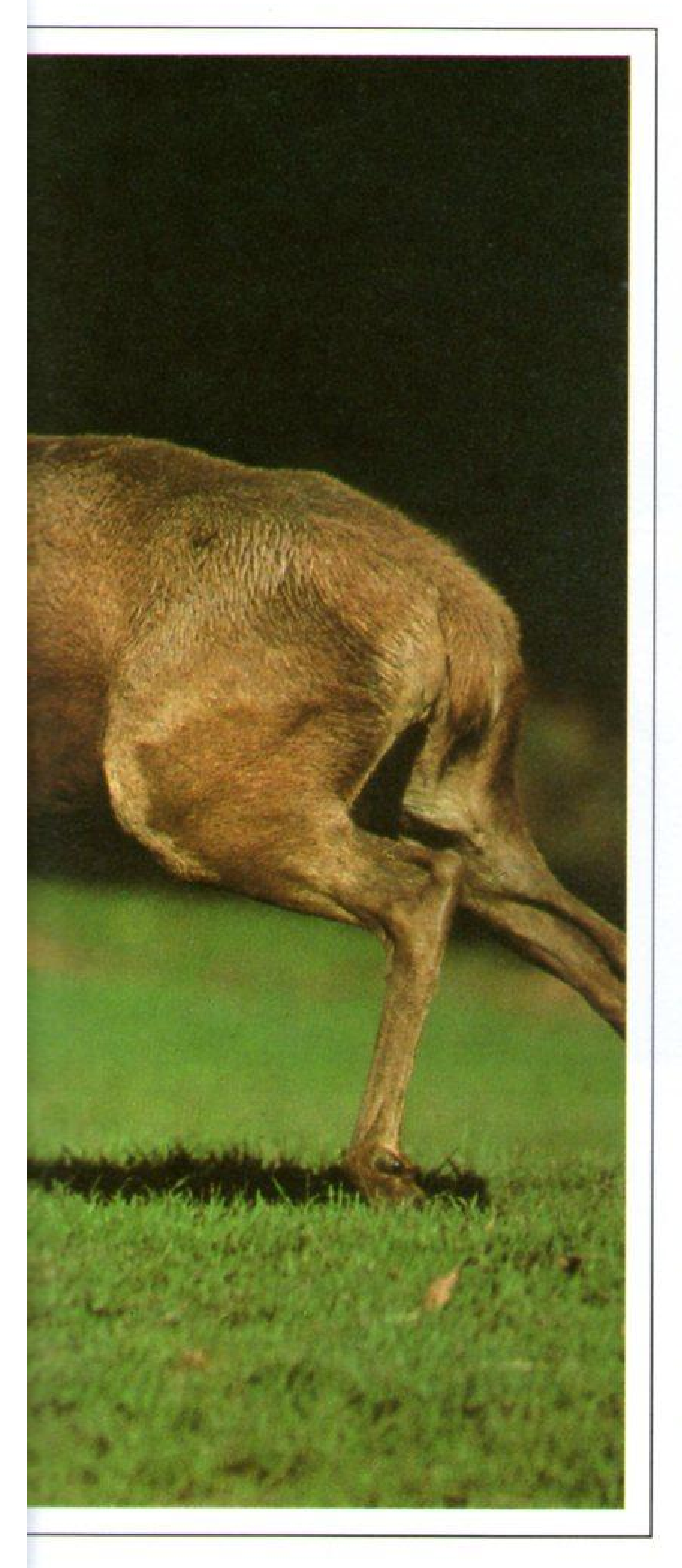
Durante la época de cría, los combatientes machos (*Philomachus pugnax*) realizan exhibiciones colectivas a diario, con el fin de atraer pareja. Los individuos más débiles abandonan la competición, quedando sólo los machos dominantes, que consiguen aparearse con la mayor parte de las hembras.



COMBATES RITUALES

Los machos del pez combatiente siamés (*Betta splendens*) defienden sus territorios de cría con batallas ceremoniales, en las que los adversarios no resultan heridos. Se limitan a agitar las aletas y darse la vuelta para volver a adoptar una postura agresiva, hasta que uno de los dos se retira. Esta conducta es innata y los peces no tienen que aprenderla.





Cada primavera, los ciervos machos (*Cervus elaphus*) hacen chocar sus cornamentas en feroces combates por la posesión de harenes de hembras. Sólo los ciervos lo bastante grandes y fuertes como para triunfar en estos enfrentamientos consiguen reproducirse. Estas pautas de comportamiento garantizan que los machos que se reproducen transmitan genes relacionados con la resistencia y la fuerza. Los machos que no posean estas características tienen muy pocas probabilidades de transmitir sus genes a la siguiente generación.

El científico norteamericano E. O. Wilson, padre de la sociobiología moderna, ha declarado que el comportamiento de un animal es capaz de responder a los cambios en el ambiente con más rapidez y precisión que otros atributos, como la estructura corporal. Cuando se alteran las presiones selectivas, como el clima o el tipo de alimento disponible, la adaptación más fácil para un organismo consiste en modificar su conducta. Las adaptaciones de tipo físico suelen producirse mucho más despacio.

Igual que cuando se hace la disección de un órgano, el repertorio de comportamientos de un organismo se puede descomponer en componentes, que luego se identifican por separado, se estudian y se comparan con otros. Y del mismo modo que los rasgos anatómicos de dos especies pueden revelar un antepasado evolutivo común, ciertas pautas de comportamiento pueden ser comunes a diferentes organismos que desciendan de una especie ancestral común.

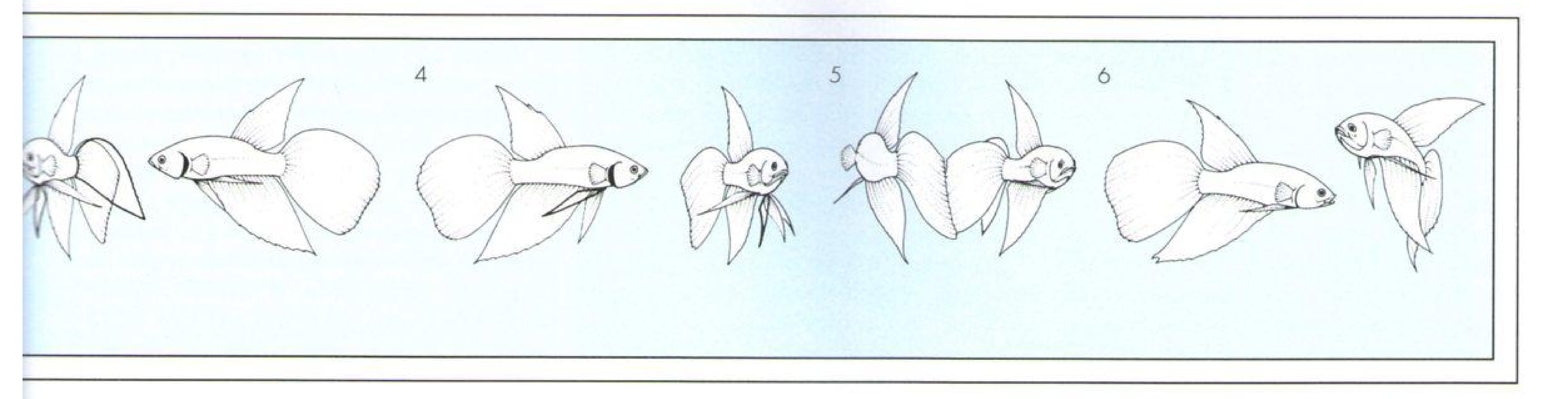
El análisis de los rasgos de comportamiento estereotipados relacionados con la reproducción y la comunicación en un conjunto de especies suele revelar que el grado de parentesco es equiparable en términos físicos y en términos de conducta. Las especies que presentan un parentesco estructural muy cercano suelen compartir también muchas pautas de conducta, mientras que los grupos con parentesco más lejano comparten muchas menos.

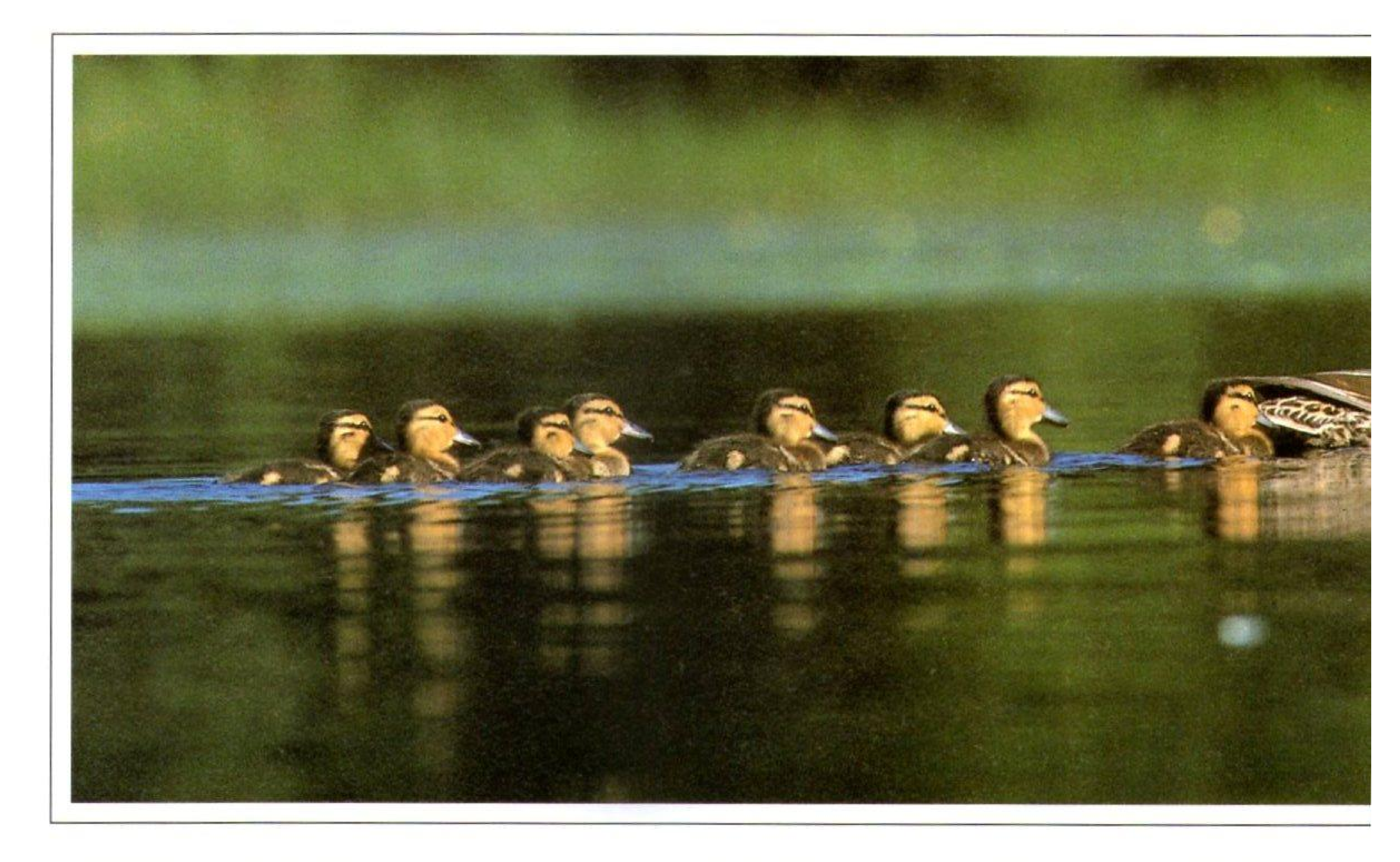
Uno de estos estudios se ha llevado a cabo con aves del orden pelecaniformes, que incluye a los pelícanos, alcatraces, piqueros, aningas, cormoranes, fragatas y rabijuncos. Se estudiaron ocho rasgos de comportamiento, entre ellos los gritos previos al aterrizaje, los galanteos y los regalos de materiales para el nido hechos a la pareja. De los ocho, los alcatraces y piqueros, que son parientes muy cercanos, compartían siete; sin embargo, estos dos grupos sólo presentaban dos rasgos comunes con sus parientes más lejanos, los rabijuncos.

CONDUCTA AGRESIVA

Una de las formas de comportamiento más obvias y conocidas es la agresión, que incluye amenazas, posturas de sumisión, persecuciones y auténtico enfrentamiento físico. Los animales recurren con frecuencia a la agresión para defender su territorio o sus recursos. Los machos de las aves cantoras defienden ruidosamente sus nidos; las abejas atacan a los intrusos que se acercan a la colmena. Otros muchos animales sociales, como los monos, recurren también a la conducta agresiva para mantener la preponderancia, una posición elevada en el «orden de picoteo». Para la hiena manchada, por ejemplo, la agresión extrema constituye una parte tan importante de su comportamiento de caza que las crías se gruñen y muerden unas a otras desde el momento de nacer.

Algunas de las modalidades más espectaculares de agresión ritual son las que llevan a cabo los machos en sus disputas por una posición dominante o por las hembras. Los machos de focas y ciervos se enfrentan por el control exclusivo de un «harén» de hembras. Estos machos están sometidos a una





fuerte presión selectiva que favorece a los luchadores más eficientes, ya que son éstos los que logran aparearse con más hembras. En estas especies, la selección sexual ha provocado la evolución de machos grandes, fuertes y agresivos. Los de algunas especies, como los ciervos de grandes cornamentas, presentan también adaptaciones estructurales, con órganos especiales que sirven como armas en los combates.

LOS ORÍGENES DE LA CONDUCTA

Tras la fecundación de un óvulo por un espermatozoide se forma un embrión que se desarrolla, convirtiéndose primero en un feto y por fin en un nuevo individuo independiente. Durante este período de crecimiento, los programas de desarrollo dictados por los genes del animal definen la forma del cuerpo. Una parte de este proceso, determinado genéticamente, incluye la formación del cerebro, los órganos de los sentidos, el sistema nervioso y los músculos: el equipo necesario para el comportamiento.

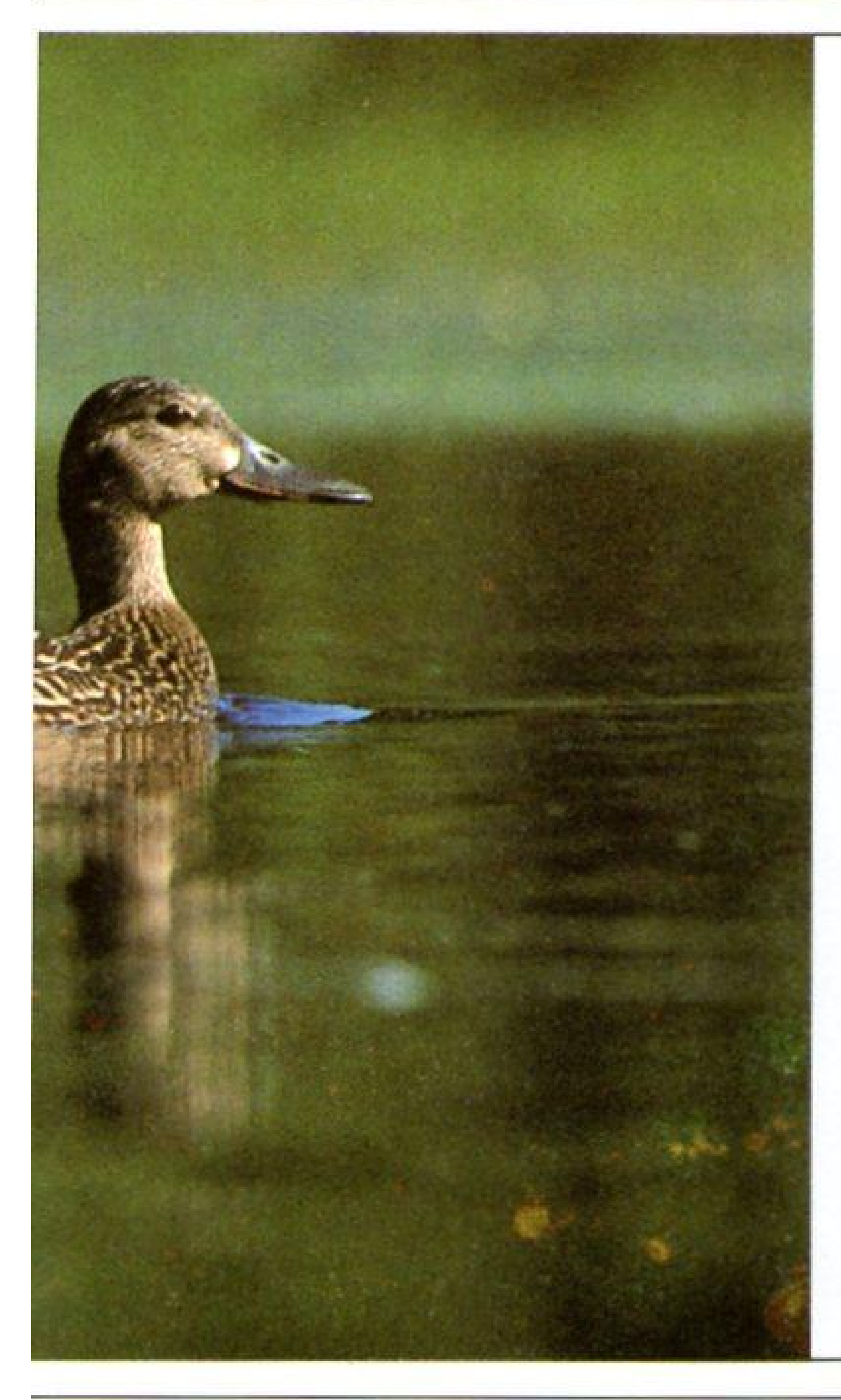
Después del nacimiento del animal, el proceso de aprendizaje tiene una importancia fundamental para el posterior desarrollo de la conducta social. Una de las formas de aprendizaje más rápidas e intensas es la impresión, que sólo tiene lugar durante las primeras horas de vida del animal. Resulta especialmente importante para la supervivencia en las aves que tienen polluelos nidífugos, que nacen ya bastante desarrollados, con capacidad para moverse y alimentarse por sí mismos.

Por medio de la impresión, el polluelo aprende a responder a un único tipo de animal u objeto. Nada más salir del cascarón, el polluelo debe identificar de inmediato el objeto «madre» y seguirlo a todas partes, con el fin de eludir a los depredadores y encontrar comida. En circunstancias normales, el primer objeto que ve el polluelo es su madre, de manera que el sistema de aprendizaje rápido suele dar buenos resultados.

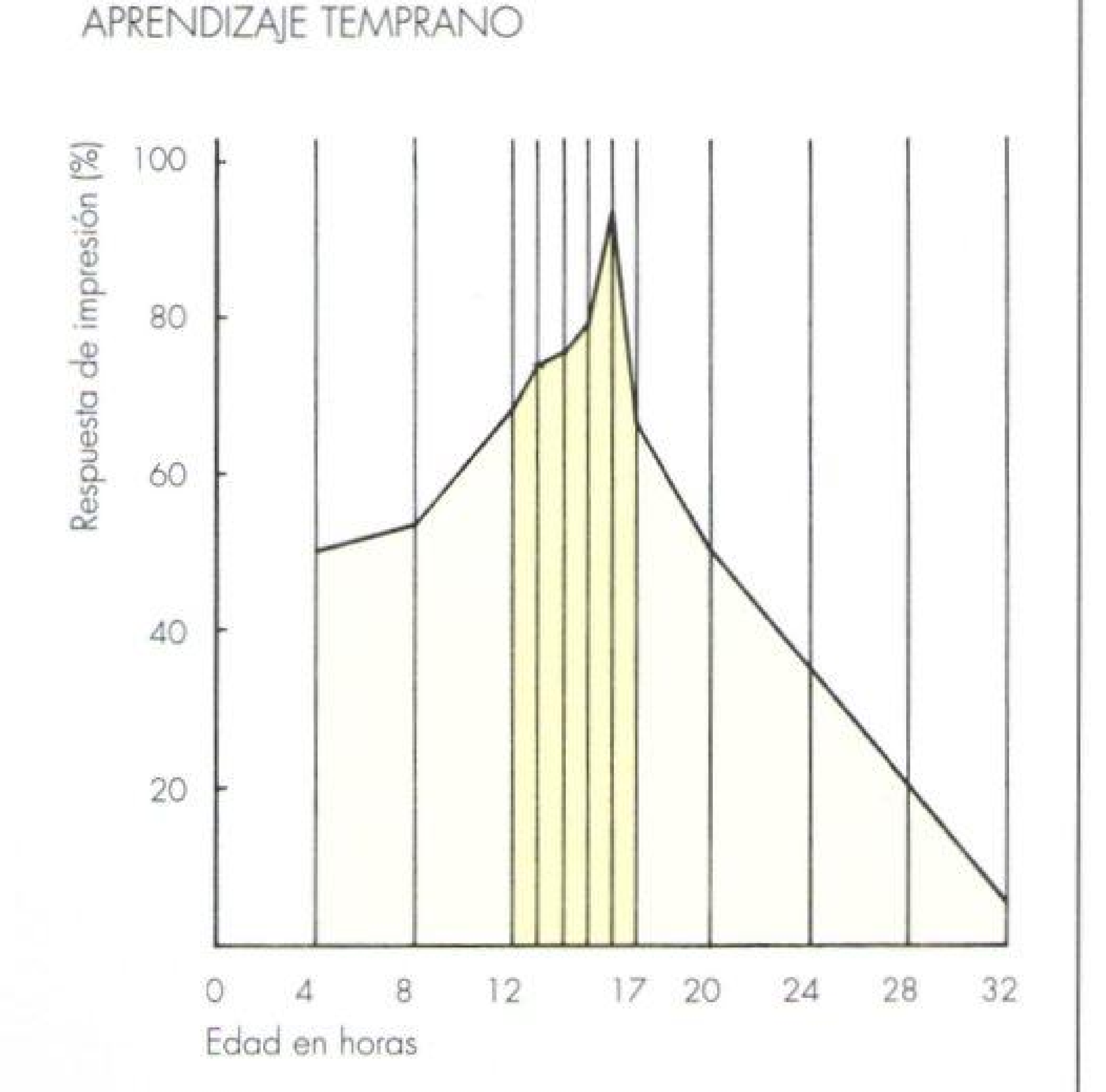
Pero el efecto de la impresión es tan fuerte que el polluelo reacciona a cualquier cosa que vea y oiga nada más nacer, y puede seguir a un ser humano o incluso a una caja con luces brillantes. La impresión, además, ayuda a las crías a corregir las respuestas sociales hacia otros miembros de la misma especie; la impresión sexual durante la infancia dirigirá posteriormente la conducta reproductiva, haciendo que busquen parejas adecuadas.

Las ventajas evolutivas de la impresión resultan evidentes: el ave tendrá muchas más posibilidades de sobrevivir si se mantiene cerca de su madre que si se dedica a vagar por su cuenta. Además, la impresión garantiza que, en circunstancias normales, los padres sólo tengan que cuidar de sus propios hijos.

Como casi todas las formas de conducta, la impresión está en parte predeterminada, y en parte es el resultado de la experiencia concreta. Entre sus aspectos heredados figuran la capacidad de recibir la impresión, el período «sensible» durante el que puede producirse la impresión y el período «crítico» en el que mejor se desarrolla la respuesta. En los patos, el período sensible dura hasta unas 30 horas después de la eclosión, pero la respuesta es más fuerte entre las 12 y las 17 horas: el período crí-



La hembra del ánade real nada seguida de su prole de ocho patitos. En esta fase de desarrollo de su conducta, los patitos han quedado impresionados con la imagen de su madre y la siguen a todas partes. Durante las primeras semanas de vida, los patitos son muy vulnerables a los ataques de los depredadores, y esta respuesta de seguimiento reduce el peligro al mínimo. Además, la impresión ayuda al pato a reconocer todos los aspectos de su especie, como por ejemplo las llamadas.



Para comprobar la fuerza de la respuesta de impresión en los patos recién nacidos se mide el porcentaje de patitos que siguen al primer objeto que ven, ya se trate de su madre o de un modelo experimental. La máxima respuesta se obtiene alrededor de 16 horas después de la eclosión.

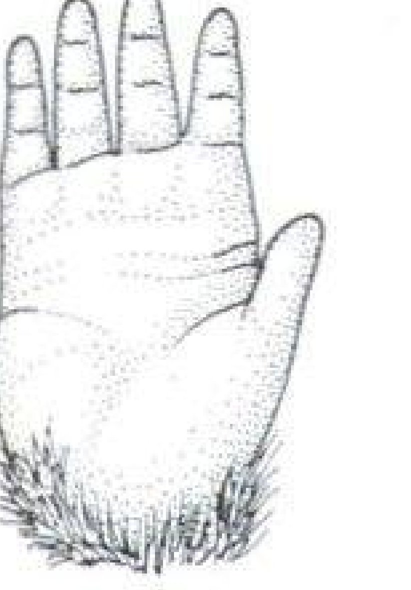
tico. El que la impresión la provoque la madre o algún otro objeto depende en gran parte del azar.

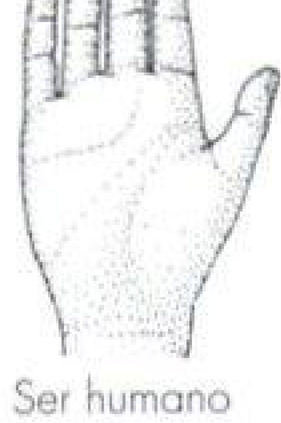
El juego, otro tipo de conducta propio de los animales jóvenes, es fácil de reconocer pero difícil de definir. Se trata de una conducta sin utilidad inmediata, que no ayuda de manera directa a encontrar pareja, construir un nido o conseguir comida. Pero no se trata de una actividad inútil, ya que consiste en ensayos de actividades que resultarán cruciales en la vida adulta.

Cuando los cachorros de perros y gatos juegan a pelearse, están ensayando futuros ataques a sus presas. Las cabriolas de los potros y corderos sirven para desarrollar la



Cuando un cachorro de león salta sobre su madre *(derecha)* o ataca a una araña, está practicando conductas de caza que le resultarán útiles cuando sea adulto. Estos juegos exuberantes son, en realidad, una estrategia adaptativa. Por medio del juego, el joven depredador experimenta una serie de situaciones de caza sin correr peligro y aprende cómo comportarse.





Las palmas de diferentes primates muestran una gran variabilidad en la longitud del pulgar en relación con los demás dedos. Los pulgares oponibles y relativamente largos del chimpancé, el gorila y el hombre permiten manipulaciones delicadas de la comida y otros objetos.

La destreza del chimpancé le permite utilizar ciertos objetos como instrumentos. En Costa de Marfil se han visto chimpancés que utilizaban piedras para partir los frutos duros del árbol *Panda oleosa*. Seleccionan piedras del tamaño adecuado y asestan golpes de fuerza variable, aplicados con gran precisión. Esta conducta es aprendida, pero la inteligencia que les permite llevarla a cabo es hereditaria. En la ilustración, una madre chimpancé enseña a sus crías a partir frutos.

fortaleza y coordinación de los músculos, que resultarán fundamentales cuando tengan que escapar del ataque de un depredador. Un joven chimpancé que toquetea todo lo que encuentra está acumulando recuerdos que le serán muy útiles para buscar comida cuando sea adulto, mejorando así su adaptación evolutiva.

EMPLEO DE UTENSILIOS

La curiosidad aparentemente juguetona del joven chimpancé le lleva en ocasiones a experimentar con potenciales utensilios, como palos y piedras, que trata de utilizar imitando a sus mayores. Un utensilio es un objeto inanimado, encontrado por el usuario y a veces modificado por él, que se emplea para una tarea específica, como conseguir comida. Si algunos individuos poseen una tendencia hereditaria al empleo de utensilios, esto los colocará en clara ventaja evolutiva sobre los individuos de la misma especie que no usan utensilios. Poco a poco, el rasgo hereditario se irá haciendo más frecuente, hasta convertirse en una característica de la especie.

El alimoche es un experto en el empleo de utensilios. Este ave deja caer piedras sobre los huevos grandes —por ejemplo, de avestruz—, para romperlos y poder devorar el interior. Las nutrias marinas abren almejas golpeándolas contra las rocas. De no haber desarrollado este método, este tipo de comida les resultaría inaccesible. Tanto el alimoche como la nutria han aumentado sus posibilidades de supervivencia gracias al empleo de utensilios.

En las islas Galápagos del Pacífico viven 14 especies diferentes de pinzones, que seguramente descienden de un antepasado común. El primero que los describió fue Charles Darwin, y estos pinzones desempeñaron un importante papel en la elaboración de su teoría de la evolución.

Las diferentes especies de pinzones de las Galápagos se han adaptado a muchos nichos especializados, que en otros continentes están ocupados por aves de distintas familias. Un ejemplo es el pinzón carpintero. Al no existir verdaderos pájaros carpinteros que compitieran con ella, una población de la especie ancestral desarrolló un pico en forma de puñal, similar al de los carpinteros, utilizándolo para horadar la madera blanda y los cactos en busca de larvas de insectos. Pero el pinzón carece de la larga lengua de los pájaros carpinteros, que les sirve para extraer las larvas descubiertas.



Estas piedras talladas pertenecen al instrumental prehistórico utilizado por el hombre de Neanderthal hace unos 150.000 años. El éxito evolutivo de la especie humana se ha basado en gran medida en su mayor habilidad para usar instrumentos. Esta adaptación de conducta nos proporcionó enormes ventajas ecológicas con respecto a otros animales.

En su lugar utiliza una espina de cacto, sujetándola con el pico. Como vemos, la evolución ha adaptado al pinzón a su nicho valiéndose de modificaciones estructurales y de conducta.

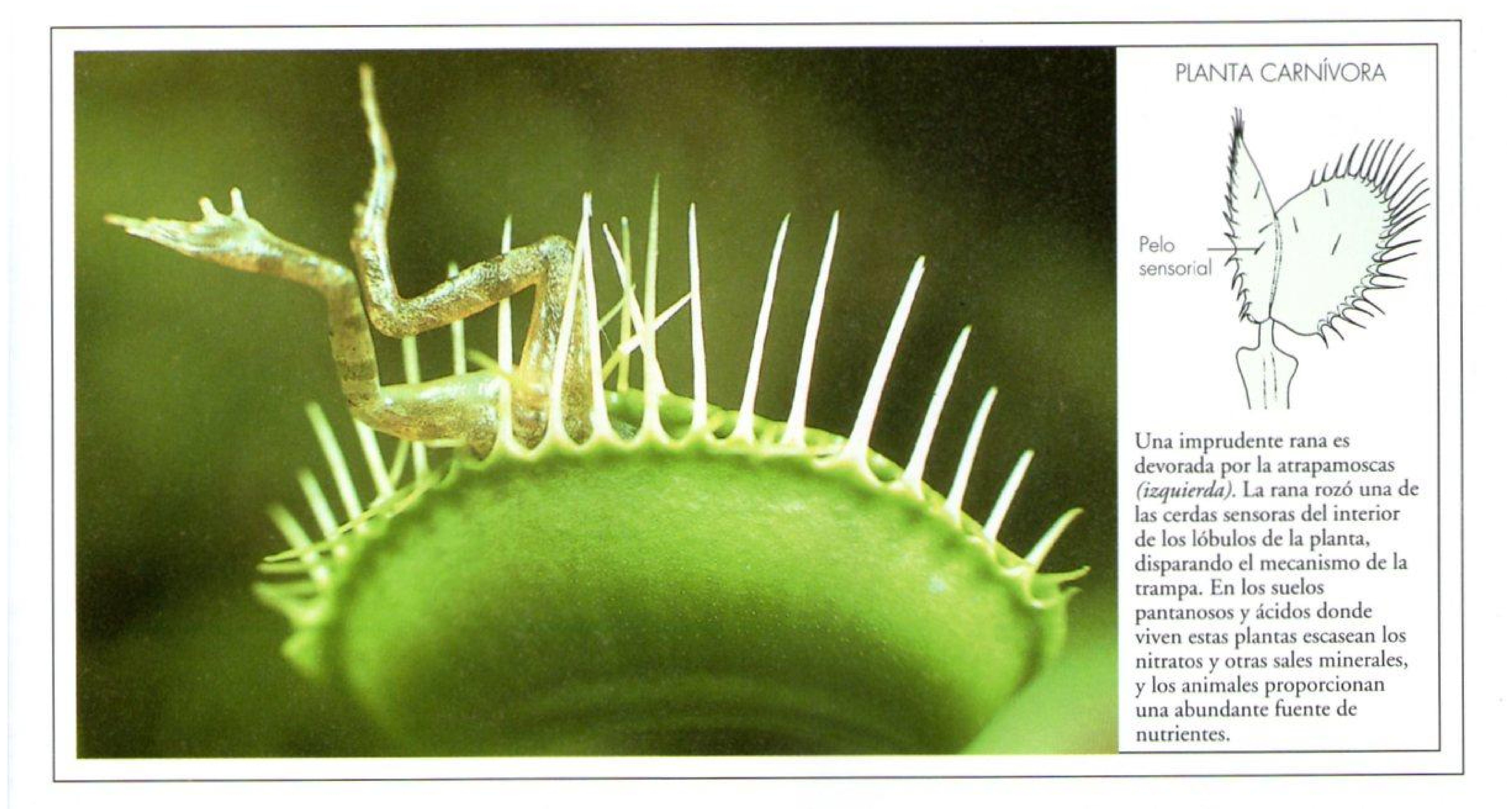
Los chimpancés utilizan muchos más instrumentos que ninguna otra especie animal —con excepción de la humana— para conseguir alimentos que de otro modo resultaría difícil e incluso imposible obtener. Estos instrumentos se emplean de diferentes maneras. Muchos chimpancés pelan ramitas y las utilizan para extraer termes de los termiteros. Otros utilizan palos afilados para abrir las colmenas, luego pinchan los panales con un palo más fino y por fin extraen la miel con una liana verde y flexible. Un puñado de hojas masticadas les sirve de esponja para sacar agua de agujeros inaccesibles en los árboles, y también utilizan piedras y tarugos de madera como martillos y yunques para cascar nueces.

Los zoólogos suizos Christophe Boesch y Hedwige Boesch-Achermann han observado y filmado a las madres chimpancés enseñando a sus hijos a utilizar todos estos utensilios y creen que los jóvenes chimpancés no llegan a dominar estas técnicas hasta que tienen unos seis años de edad.

Por supuesto, los seres humanos han perfeccionado y ampliado el empleo de utensilios hasta un grado muy por encima de las posibilidades de ningún otro animal. Pero las habilidades de los chimpancés revelan el potencial de esta conducta entre los monos. Es casi seguro que nuestros antepasados homínidos se desarrollaron en ecosistemas de África tropical, donde abundaban los depredadores especializados en cazar mamíferos. El empleo de instrumentos debió desempeñar una parte vital en nuestro éxito competitivo frente a otros carnívoros, al proporcionarnos una ventaja evolutiva.

El uso de instrumentos de piedra para cazar y la actividad coordinada de toda la familia o clan debió dar a nuestros antepasados una importante ventaja cuando tenían que disputarle una presa a depredadores como los tigres de dientes de sable o las hienas manchadas. Empezando por





Una imprudente rana es devorada por la atrapamoscas *(izquierda)*. La rana rozó una de las cerdas sensoras del interior de los lóbulos de la planta, disparando el mecanismo de la trampa. En los suelos pantanosos y ácidos donde viven estas plantas escasean los nitratos y otras sales minerales, y los animales proporcionan una abundante fuente de nutrientes.

simples piedras, se fue desarrollando todo un arsenal de instrumentos cada vez más perfeccionados y especializados para capturar y despedazar alimentos, y así comenzó nuestro desarrollo como especie tecnológica. En la actualidad, los instrumentos humanos pueden remodelar e incluso destruir el planeta.

PLANTAS ACTIVAS

Las plantas no pueden comportarse de maneras tan complejas como un chimpancé, pero también responden al mundo que las rodea. Las plantas disponen de dos sistemas de orientación que dirigen su crecimiento. Los extremos de las raíces y tallos en crecimiento son sensibles a la dirección de la fuerza de gravedad y a la dirección de la luz solar, y cada uno responde creciendo de una manera: los tallos crecen hacia la luz, y las raíces a favor de la gravedad. Muchas de estas respuestas de crecimiento están controladas por cambios en la concentración de hormonas en la planta. Aunque son pequeños, estos cambios se acumulan durante minutos u horas, provocando una «conducta» apreciable. Un ejemplo de esta acción gradual es la forma en que los girasoles se van dando la vuelta para seguir de cara al sol.

Algunas plantas, como los girasoles, orientan siempre sus flores hacia el sol, para facilitar la visibilidad de sus pétalos y atraer a los insectos polinizadores. Además, el sol calienta la flor, acelerando el crecimiento de los órganos reproductores y la producción de semillas.

Pero además, algunas plantas pueden reaccionar ante los estímulos mucho más rápidamente, de un modo semejante a las respuestas rápidas de los animales. Las plantas carnívoras, por ejemplo, atrapan y consumen animales vivos. Muchas de estas plantas viven en terrenos poco nitrogenados, y es posible que hayan desarrollado estos mecanismos para compensar la escasez de nitrógeno con nutrientes de origen animal.

La atrapamoscas, *Dionaea muscipula,* dispone de un mecanismo verdaderamente ingenioso; el limbo de sus hojas consta de dos lóbulos carnosos con una bisagra central. Cada lóbulo tiene una hilera de espinas en el borde y tres cerdas sensibles en su superficie interna.

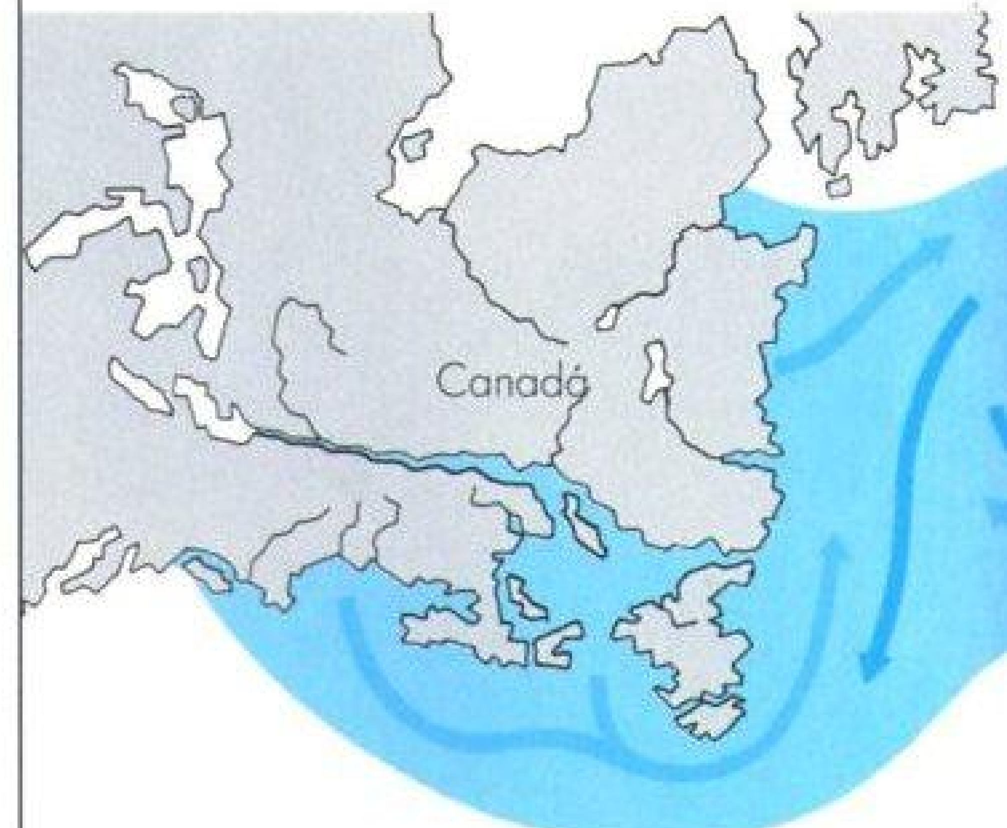
Cuando la planta tiene las hojas abiertas, con los lóbulos separados, cualquier insecto que se pose en ellas rozará las cerdas, que actúan como transductores, transformando el contacto en impulsos eléctricos. Cuando un insecto toca una cerda, oprime la célula sensorial de su base, provocando un cambio en el estado eléctrico de dicha célula, que se transmite rápidamente a las células de la zona de la bisagra. Éstas, que normalmente están hinchadas con savia, se deshinchan al instante cuando reciben el mensaje de que una de las cerdas ha sido tocada, y su aplastamiento hace que los lóbulos se cierren tan rápidamente que el insecto intruso queda atrapado.

Para protegerse contra la posibilidad de que la trampa se cierre en respuesta a estímulos como las gotas de lluvia o las partículas arrastradas por el viento, el mecanismo dispone de un sistema de seguridad: la trampa sólo se cierra cuando la bisagra recibe dos mensajes eléctricos de una de las seis cerdas en un período de 30 a 40 segundos.

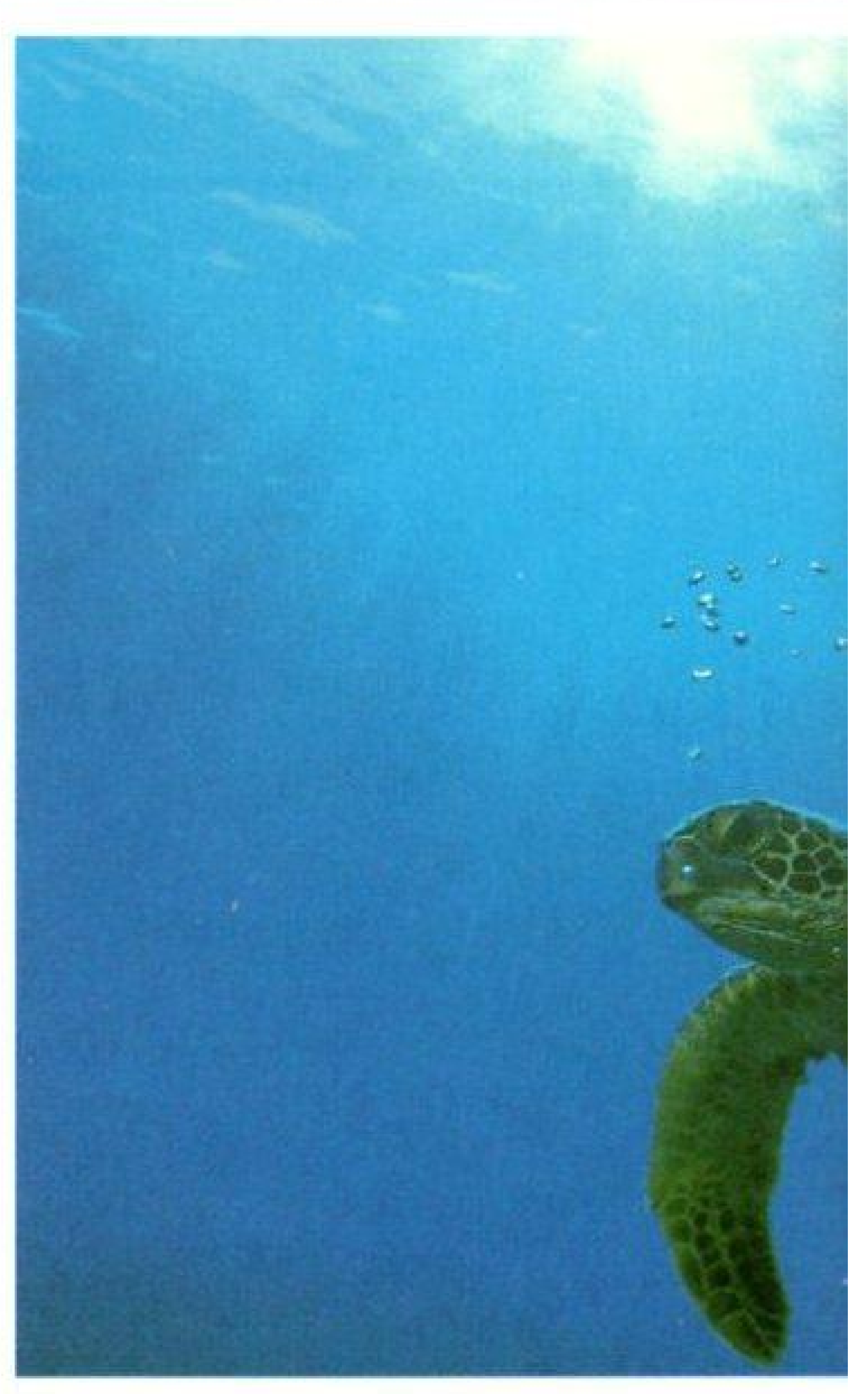
Además, la planta es capaz de distinguir entre una presa nutritiva, que contenga minerales y aminoácidos, y los objetos no digeribles. Si el objeto atrapado es «comestible», la trampa permanece cerrada, y una serie de glándulas de la superficie de los lóbulos segrega enzimas para digerirlo. Pero si la planta siente que el objeto atrapado no es alimenticio, las células de la bisagra se vuelven a hinchar y la trampa se abre.

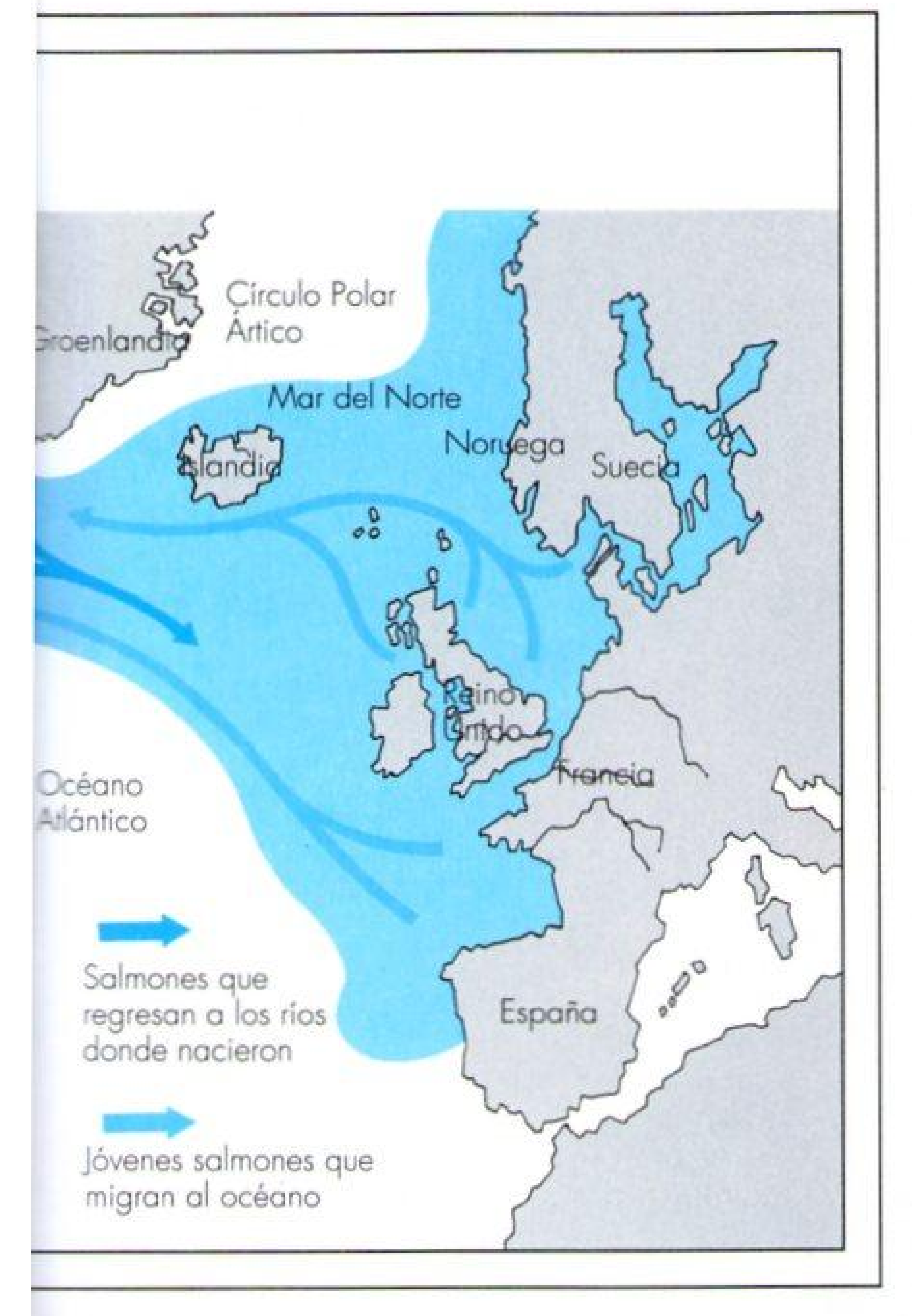
Una respuesta similar contribuye al éxito reproductivo de flores como la orquídea

LA MIGRACIÓN DE LOS SALMONES



Como otras muchas especies de salmones, el salmón atlántico, *Salmo salar*, nace en aguas dulces y luego migra al mar. Posteriormente, volverá al río donde nació para desovar, y el ciclo comenzará de nuevo. El salmón necesita sentir el cauce poco profundo del río, con su fondo de grava, para desarrollar los huevos. La migración al mar puede ser una adaptación de conducta para tener acceso a recursos alimenticios.





Drakea, que crece en las praderas secas del sur de Australia. Si una avispa se posa en sus pétalos, la planta responde arrojando al insecto contra sus paquetes polínicos, asegurando así la polinización.

CONDUCTA MIGRATORIA

Entre las pautas de comportamiento más espectaculares figuran las extraordinarias migraciones de algunos animales. Muchas especies de aves, peces, tortugas, cetáceos, caribúes e incluso mariposas recorren periódicamente enormes distancias para trasladarse a lugares con clima y condiciones diferentes. A menudo, las migraciones son de ida y vuelta, y cada animal puede realizar muchos de estos viajes durante su vida.

Estas migraciones —el salmón que regresa invariablemente del océano al río que le vio nacer, la tortuga verde que recorre miles de kilómetros a través del mar hasta su playa natal— plantean dos preguntas evolutivas: en primer lugar, ¿qué ventaja evolutiva supone una actividad que consume tanta energía como la migración?; y en segundo, ¿qué adaptaciones de comportamiento han permitido llevar a cabo semejantes proezas de navegación?

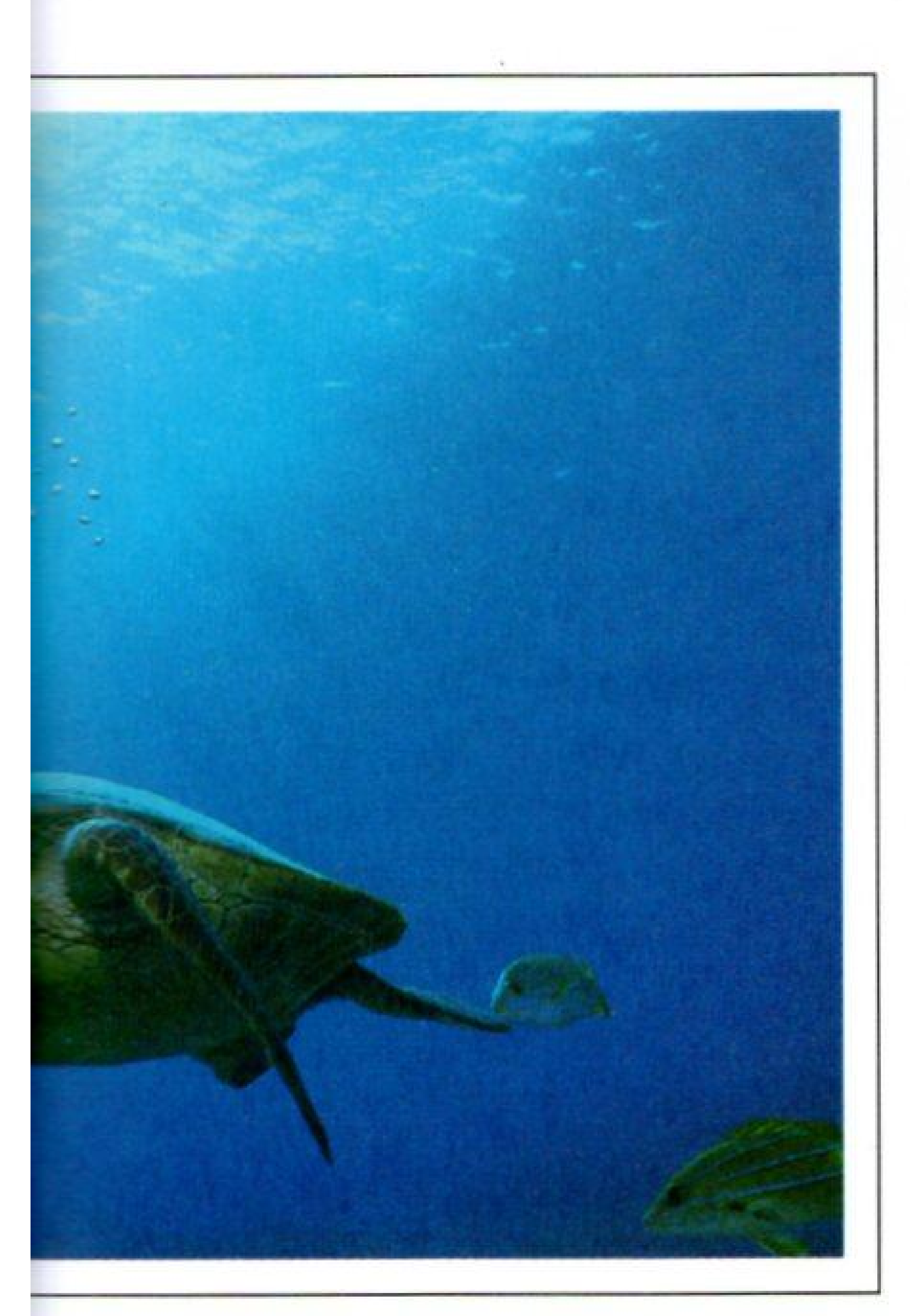
Una motivación evidente de las especies migratorias es disponer de alimentos y clima favorable durante la mayor parte del año. Muchas aves migratorias pasan el verano y se reproducen en zonas templadas del norte o del sur, y luego migran a zonas ecuatoriales más cálidas para huir del frío y los rigores del invierno. Las ballenas yubartas se reproducen en las aguas cálidas próximas al Ecuador, pero luego acuden a alimentarse a las aguas frías de las zonas polares, donde los nutrientes son más abundantes. Es de suponer que la ventaja que supone esta fuente de alimento compensa con creces las desventajas de tener que gastar energía viajando para llegar a ella.

Las proezas de navegación de los animales migradores han llegado a hacerse legendarias, a pesar de lo cual aún no se comprenden muy bien. Es posible que algunos animales acuáticos se guíen por leves pistas olfativas contenidas en el agua. Los que migran por el aire pueden orientarse por el sol y las estrellas, completando esta información con recuerdos visuales del paisaje. Ciertos sonidos de baja frecuencia que se transmiten a grandes distancias pueden indicar la dirección de la tierra más próxima a las aves que vuelan sobre el mar. Los patrones de luz polarizada en el cielo pueden orientar a los insectos hacia el sol, aunque éste no sea visible, y cada vez existen más evidencias de que algunos animales migradores se orientan gracias a su sensibilidad al campo magnético de la Tierra.

Los estudios sobre las costumbres migratorias de la tortuga boba y la tortuga verde han revelado algunos detalles de su técnica de navegación, demostrando cómo se pueden combinar los efectos de diferentes sistemas sensoriales para producir una conducta migratoria compleja. Las tortugas ponen sus huevos en agujeros que cavan en las playas. Las crías salen del huevo por la noche y se alejan del horizonte alto y oscuro formado por las dunas o los árboles para dirigirse playa abajo hacia el mar. Las tortugas que nacen en la costa oriental de Florida se dirigen hacia el este; al parecer, se orientan en parte por las olas, que durante el período de cría vienen del este. Los experimentos han revelado la existencia de un componente magnético en la navegación. En ausencia de otras indicaciones, las jóvenes tortugas nadaban hacia el este. Pero si se invertía la orientación del campo magnético, las tortugas nadaban en dirección contraria.

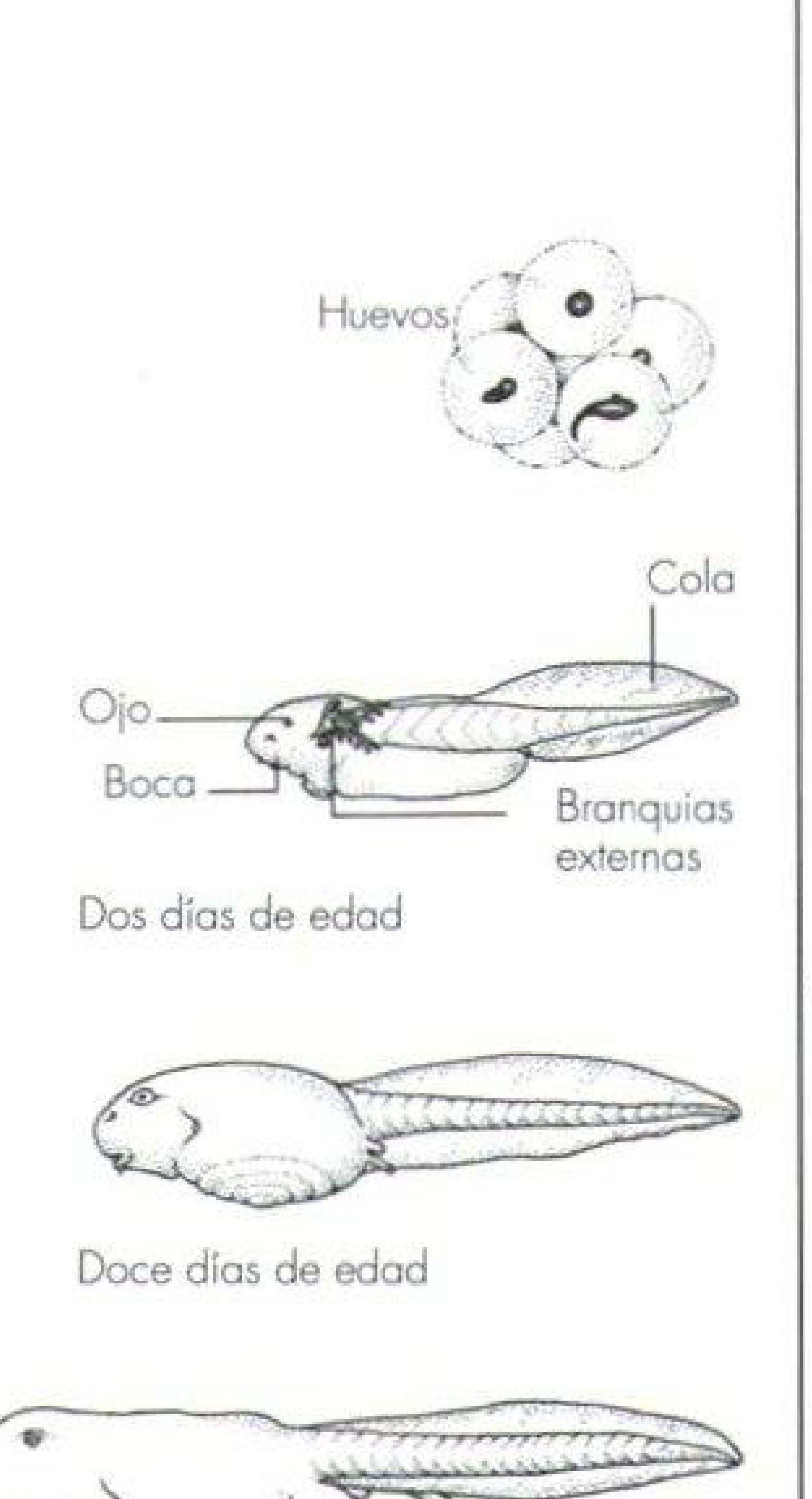
Cuando llegan a la corriente del Golfo, las tortugas se integran en la circulación que recorre el Atlántico Norte en el sentido de las agujas del reloj y allí permanecen hasta que alcanzan la madurez sexual y tienen que regresar a su playa natal para poner huevos. Se desconocen los métodos de navegación que utilizan en esta parte de su complicado patrón de migración, pero es posible que respondan a la presencia de olores disueltos en el agua de su costa natal.

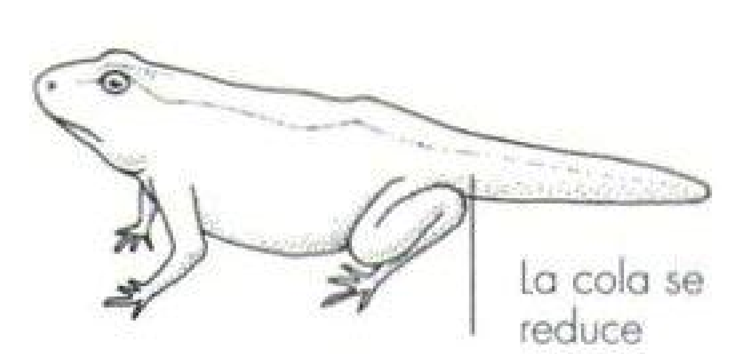
Consideradas desde un punto de vista evolutivo, las migraciones no son más que una de las varias maneras en que los animales se adaptan a los rigores de los cambios climáticos. Ante la periódica recurrencia de varios meses de frío y escasez de alimento, la selección natural ha ofrecido a algunas especies la solución de aletargarse e hibernar y a otras la de cambiar de fuente de alimentos. La migración permite superar estos problemas ambientales, aunque para ello sea necesario recorrer medio mundo.



Las tortugas verdes, *Chelonia mydas*, recorren enormes distancias para llegar a las playas donde ponen sus huevos. Algunas realizan migraciones de más de 1.500 kilómetros desde la costa de Brasil hasta los lugares de puesta en la isla Ascensión.







Los primeros vertebrados terrestres eran anfibios que aún necesitaban el agua para el desarrollo de sus huevos. La reproducción de las ranas actuales todavía refleja aquella necesidad. El huevo fecundado se transforma en un renacuajo, y éste en una rana joven, en un plazo de 10 semanas. En sus primeras fases, el renacuajo parece un pez, con una cola natatoria y branquias externas para respirar bajo el agua. Al crecer, pierde las branquias y desarrolla pulmones que le permiten respirar aire. Al mismo tiempo, la cola se va reduciendo y crecen extremidades para caminar por tierra.

ADAPTACIONES DE REPRODUCCIÓN



Todos los organismos de nuestro planeta, desde las bacterias a los insectos, desde los girasoles a los mamíferos, tienen una razón de ser común: la necesidad de reproducirse. Se podría decir que, con mucha frecuencia, el único propósito de los seres vivos parece ser engendrar descendencia, y para ello han desarrollado toda clase de ingeniosas estrategias.

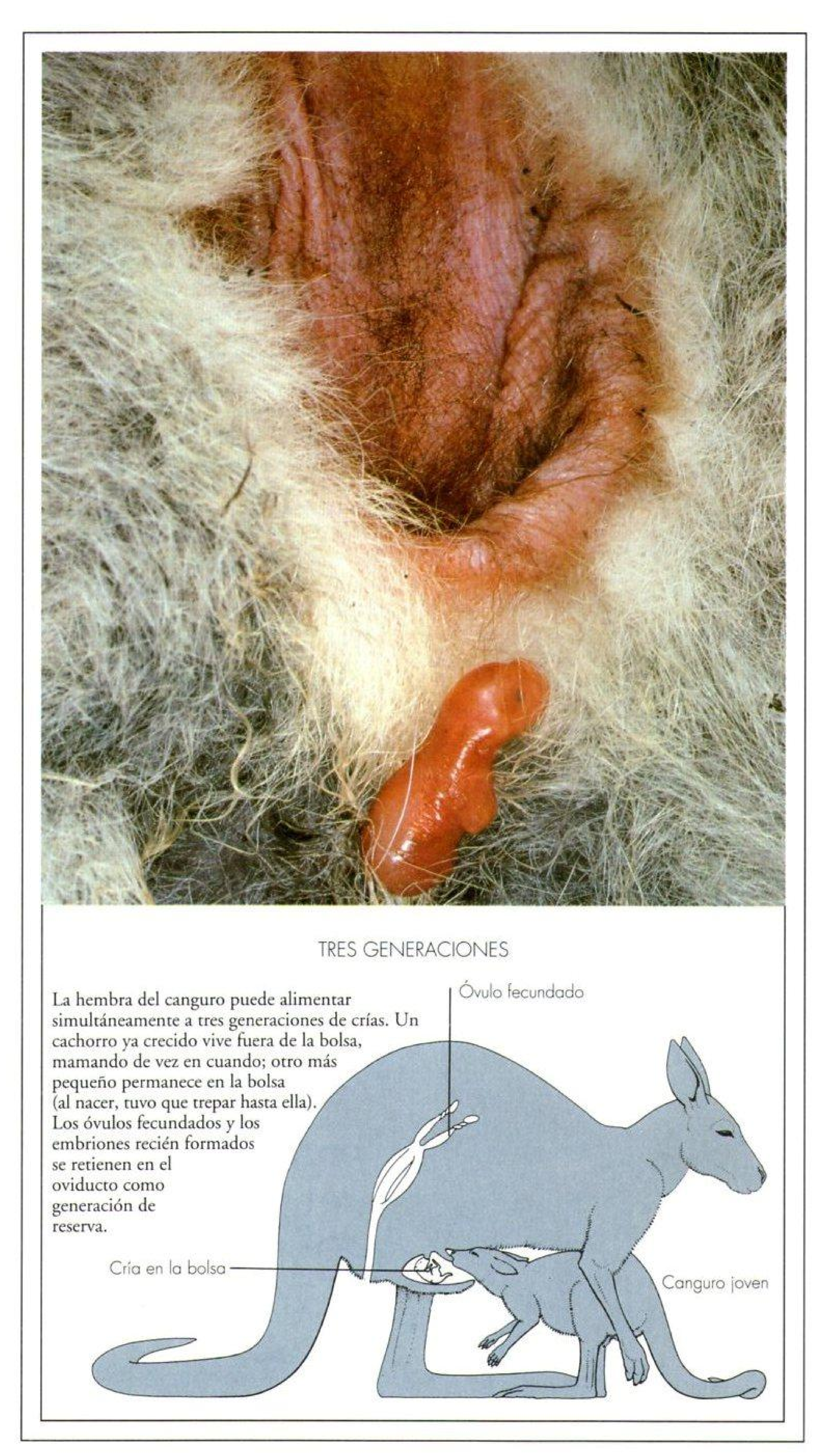
Por medio de la reproducción, los individuos transmiten a la siguiente generación los genes que determinan y controlan sus características. Los rasgos adaptativos que favorecen el éxito reproductivo —que se mide por el número de organismos de la siguiente generación que sobreviven para reproducirse a su vez— se van extendiendo en la población. Los caracteres que reducen dicho éxito están destinados a desaparecer tarde o temprano. En último término, las adaptaciones que se mantienen son las que aumentan las posibilidades de que un individuo engendre descendencia que sobreviva hasta reproducirse.

Las adaptaciones en los propios mecanismos de la reproducción tienden a conseguir dos objetivos distintos pero interrelacionados: En primer lugar, producir un gran número de descendientes; y en segundo, que dichos descendientes sobrevivan hasta reproducirse. No se obtiene ninguna ventaja sólo con tener muchas crías. Sólo si estas crías viven lo suficiente para reproducirse contribuirán sustancialmente a la persistencia de un gen concreto, o de una especie.

La mejor estrategia para que una especie obtenga éxito reproductivo dependerá del hábitat, la competencia y las limitaciones físicas de su sistema reproductor. Las posibles estrategias abarcan una amplia gama de posibilidades. Los ecólogos han llamado «r» y «K» a los extremos de este espectro. Las estrategias reproductivas más próximas al extremo «r» tienden a producir el mayor número de descendientes en el menor tiempo posible. Los normal en estos casos es producir un enorme número de crías o larvas diminutas, que quedan desprotegidas y mal aprovisionadas. Sólo una minúscula fracción del total sobrevivirá para reproducirse, pero aún seguirán siendo muchos en número absoluto.

Las estrategias reproductivas del extremo «K» tienden a producir un pequeño número de descendientes grandes, bien nutridos y protegidos a toda costa, como hacen los felinos y los seres humanos. Cada individuo de la camada representa una fuerte inversión de energía y atención por parte de los padres, y tiene muchas más posibilidades de sobrevivir hasta la edad de reproducirse. El resultado final de ambos sistemas es idéntico: la producción de suficientes descendientes para, cuando menos, reponer la generación parental.

La hembra de la rana de los dardos venenosos, *Dendrobates pumilio*, cuida celosamente de sus crías, y transporta a los renacuajos sobre su lomo para llevarlos al agua atrapada en las bromelias que crecen en las alturas del dosel de la selva.



Dos especies muy próximas pueden adoptar estrategias reproductivas diferentes cuando viven en distintos ambientes y sus historiales evolutivos difieren. Por ejemplo, las ranas suelen poner grandes masas de huevos de las que nacen miles de renacuajos pequeños e indefensos, de los cuales sólo una pequeña fracción sobrevive para reproducirse a su vez. Sin embargo, en las junglas de Costa Rica viven ranas venenosas, cuyas hembras sólo engendran unos cuantos renacuajos grandes y se los cargan a la espalda, con lo que quedan protegidos por la coloración de aviso de la madre. Estas ranas se han desplazado hacia el extremo «K» del espectro de posibilidades.

LA ESTRATEGIA MARSUPIAL

Todos los mamíferos invierten una gran cantidad de energía en el cuidado y protección de las crías. Con excepción de los monotremas como el ornitorrinco, que ponen huevos, las hembras llevan el embrión en su interior, proporcionándole nutrientes hasta que está suficientemente desarrollado. Desde el final del Cretácico, hace unos 65 millones de años, este sistema de soporte vital interno ha evolucionado por dos vías independientes, representadas por los mamíferos marsupiales y los placentarios.

Las adaptaciones reproductivas de los marsupiales se centran, al menos en los canguros y ualabíes, en tres generaciones escalonadas de crías, que viven simultáneamente de la misma madre. Los ecólogos opinan que semejante estrategia proporciona, por una parte, un seguro efectivo contra los cambios ambientales adversos y, por otra, facilita la rápida expansión de la población cuando las condiciones vuelven a ser favorables. Estas dos ventajas explican en parte el fenomenal éxito de los mamíferos marsupiales en los imprevisibles hábitats áridos de Australia.

LA PLACENTA

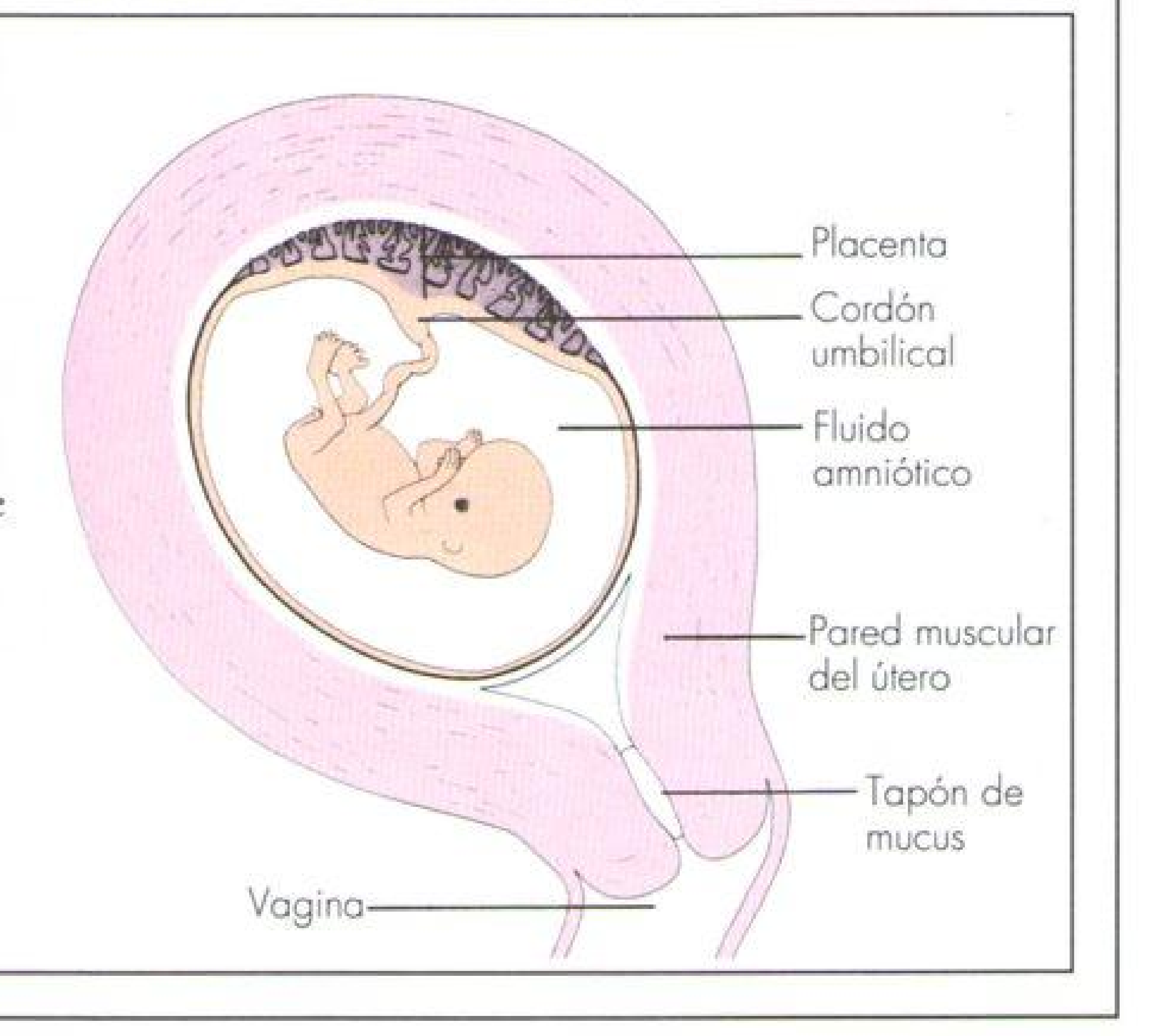
Las hembras de los mamíferos placentarios, como los ratones, monos y elefantes, están igualmente comprometidas con sus crías, pero su sistema es muy diferente. Poco después de la fecundación, el zigoto, en lugar de desarrollarse libremente en un oviducto, queda encerrado en la pared del útero de la madre. En el punto de contacto, a partir de tejidos maternos y embrionarios, se forma una placenta regada por abundantes vasos sanguíneos.

Casi inmediatamente después de nacer, el pequeño elefante debe ponerse en pie y caminar con la manada. Por eso nace en un estado avanzado de desarrollo, después de haber permanecido 22 meses en el seno de la madre, alimentándose a través de la placenta.

Aunque la sangre de la madre y el hijo nunca se mezclan, los dos sistemas de vasos sanguíneos están lo bastante próximos como para permitir el paso de nutrientes y oxígenos hasta el feto y retirar sus productos de desecho. Además, el feto se encuentra protegido por una serie de membranas que encierran una capa de fluido amniótico. Después de nacer, las crías de los mamíferos placentarios permanecen cerca de la madre y se alimentan de su leche. Durante esta fase, que puede ser bastante

SISTEMA DE SOPORTE VITAL

Un factor clave para el éxito de los mamíferos placentarios, desde los ratones al ser humano, es su capacidad de alimentar y proteger a su prole en el seno de la madre, durante períodos de desarrollo muy prolongados. El embrión permanece en el útero, rodeado de fluido amniótico y conectado a la placenta —su sistema de soporte vital— por medio del cordón umbilical. A través de la placenta, recibe nutrientes y oxígeno de la sangre de la madre y expulsa los productos de desecho, como el dióxido de carbono.





larga, las crías suelen gozar de la protección física de sus parientes adultos, hasta que pueden valerse por sí mismos y se aproximan a la edad reproductiva.

HUEVOS CON CÁSCARA

El alumbramiento de crías vivas y relativamente independientes es una rareza entre los vertebrados no mamíferos. Casi todos los peces, anfibios, reptiles y aves ponen huevos. Las hembras de los peces y anfibios suelen poner numerosos huevos que a continuación son fecundados externamente por los espermatozoides de uno o varios machos. En cambio, en las aves y reptiles los huevos se fecundan en el interior del cuerpo de la hembra por medio de la cópula, y a continuación se revisten de una cáscara dura, resistente a la desecación.

Las hembras de las aves ponen un pequeño número de huevos ricos en nutrientes en cada época de cría. Sólo unas pocas especies ponen más de 20 ó 30. Esto guarda relación con el hecho de que sólo el ovario y el oviducto izquierdos son funcionales. Los huevos sin fecundar, u ovocitos, son las células más grandes que se conocen en el mundo animal. Cada una posee un núcleo haploide y grandes reservas de proteínas y grasas, a las que se debe su gran tamaño (2-3 cm en aves grandes, como el avestruz).

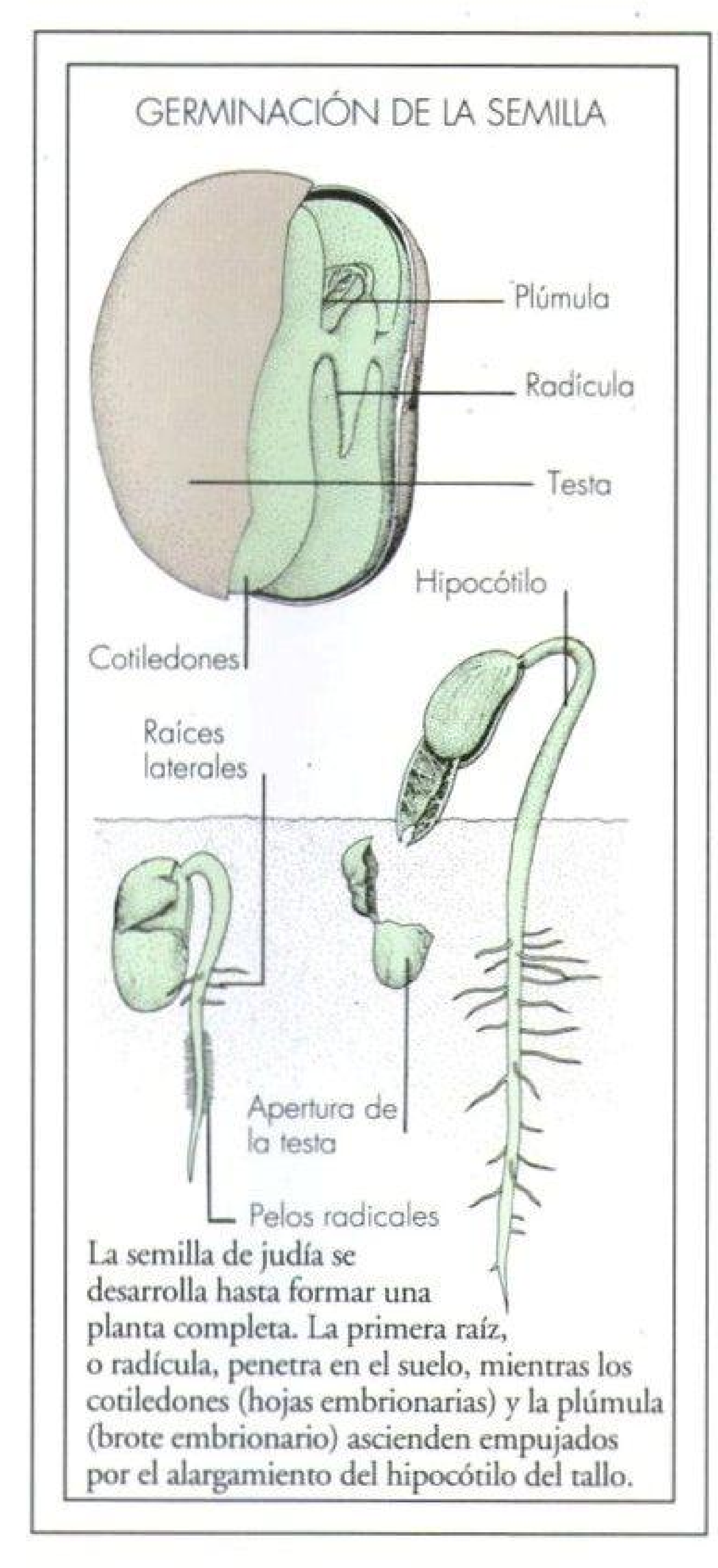
Tras la fecundación en el oviducto, el huevo se rodea de albúmina —una reserva de nutrientes proteicos complementaria a la yema— y se encierra en una cáscara mineralizada dura. La cáscara está horadada por minúsculos poros que permiten la entrada de oxígeno y la salida de dióxido de carbono. El huevo es una cámara de crecimiento perfectamente delimitada y protegida, que permite que el zigoto se transforme en un polluelo de respiración aérea.

Los huevos con cáscara fueron un paso trascendental en el progreso de la evolución. La transición de los vertebrados desde los hábitats acuáticos hasta los terrestres y su posterior diversificación en tierra firme se basó en estos productos reproductivos de tan humilde apariencia. Los peces y los anfibios tenían que poner sus huevos en el agua. En las primeras fases de su evolución, los reptiles combinaron la fecundación interna con la producción de huevos resistentes a la desecación, lo cual les permitió convertirse en los primeros vertebrados completamente terrestres. Estas dos características reproductivas se transmitieron a sus descendientes, las aves. Sin los huevos con cáscaras no habría podido mantenerse la línea evolutiva de la que surgieron los reptiles, los mamíferos, los primates y nosotros mismos.

SEMILLAS Y FRUTOS

Las semillas y frutos con cubiertas de las plantas con flores son, en muchos aspectos, el equivalente vegetal de los huevos de los animales: la semilla contenida dentro del

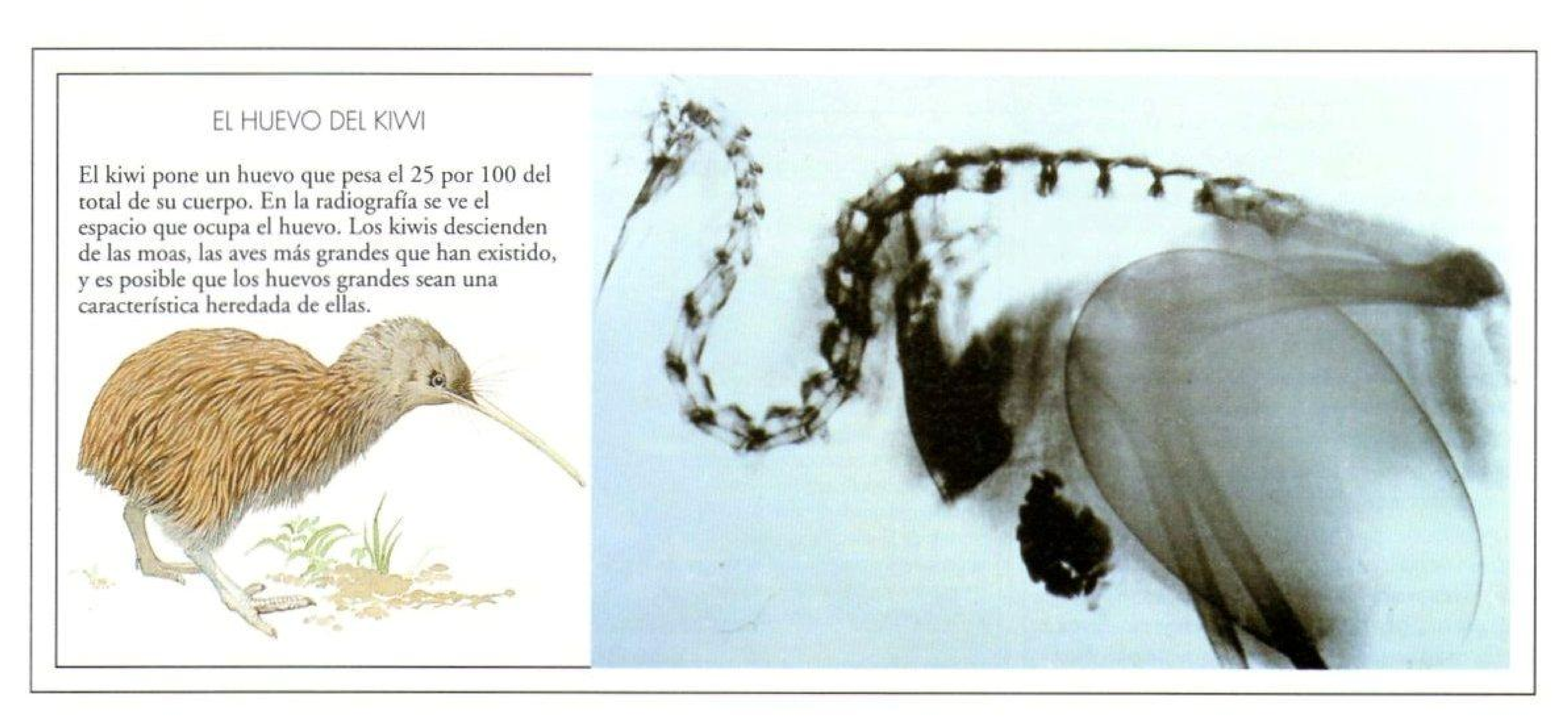
GERMINACIÓN DE LA SEMILLA

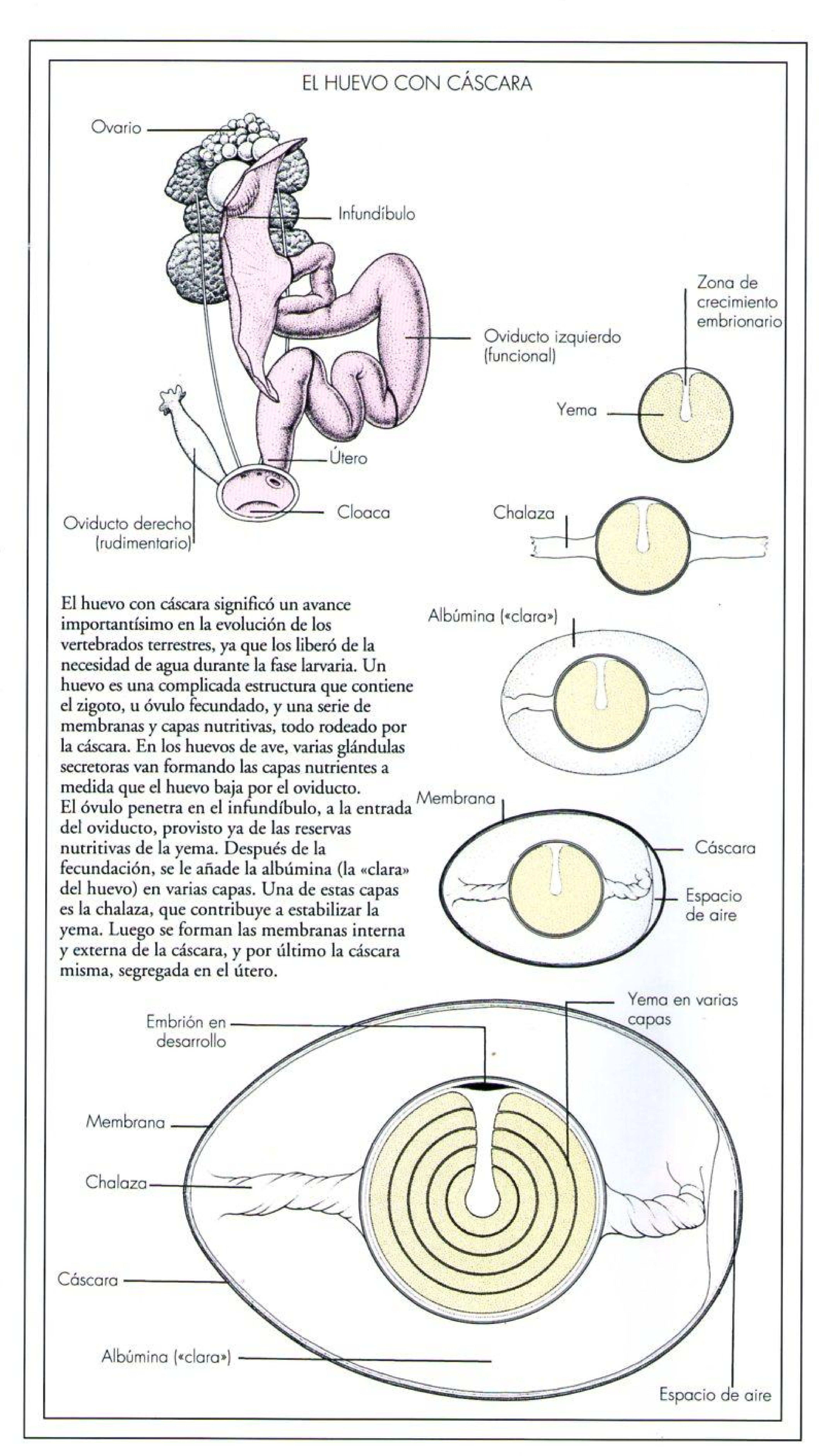


La semilla de judía se desarrolla hasta formar una planta completa. La primera raíz, o radícula, penetra en el suelo, mientras los cotiledones (hojas embrionarias) y la plúmula (brote embrionario) ascienden empujados por el alargamiento del hipocótilo del tallo.

EL HUEVO DEL KIWI

El kiwi pone un huevo que pesa el 25 por 100 del total de su cuerpo. En la radiografía se ve el espacio que ocupa el huevo. Los kiwis descienden de las moas, las aves más grandes que han existido, y es posible que los huevos grandes sean una característica heredada de ellas.





El huevo con cáscara significó un avance importantísimo en la evolución de los vertebrados terrestres, ya que los liberó de la necesidad de agua durante la fase larvaria. Un huevo es una complicada estructura que contiene el zigoto, u óvulo fecundado, y una serie de membranas y capas nutritivas, todo rodeado por la cáscara. En los huevos de ave, varias glándulas secretoras van formando las capas nutrientes a medida que el huevo baja por el oviducto. El óvulo penetra en el infundíbulo, a la entrada del oviducto, provisto ya de las reservas nutritivas de la yema. Después de la fecundación, se le añade la albúmina (la «clara» del huevo) en varias capas. Una de estas capas es la chalaza, que contribuye a estabilizar la yema. Luego se forman las membranas interna y externa de la cáscara, y por último la cáscara misma, segregada en el útero.

fruto es un sistema protector de soporte vital para el óvulo polinizado. La cubierta exterior de la semilla, o testa, es dura y resistente a la desecación. Dentro de la testa existen reservas de hidratos de carbono, proteínas y grasas para alimentar al embrión en desarrollo. En las plantas monocotiledóneas, un grupo que incluye las gramíneas y las liliáceas, los nutrientes se almacenan en un único cotiledón, u hoja seminal. En las demás plantas con flores, o dicotiledóneas, las reservas se reparten, como su nombre indica, en dos cotiledones.

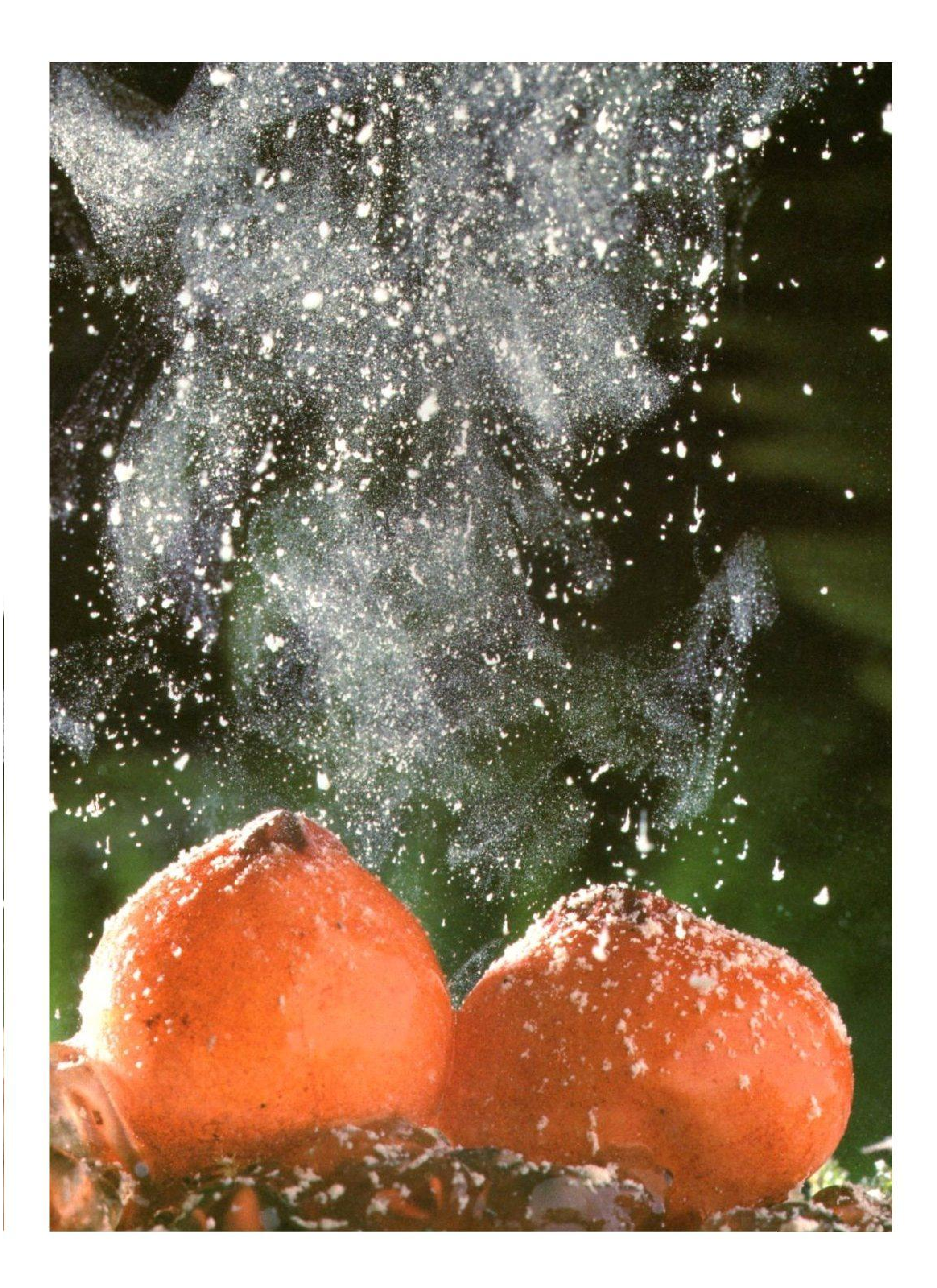
La fotosíntesis no se puede empezar a realizar hasta que la semilla haya producido raíces para absorber agua y sales minerales, y más tarde hojas para captar la luz y el dióxido de carbono. Las reservas alimenticias de los cotiledones permiten subsistir al embrión hasta que la fotosíntesis lo convierta en autosuficiente.

DISPERSIÓN DE LAS SEMILLAS

Muchas plantas —y algunos animales como los percebes, que viven toda su vida fijos en un mismo punto o sólo son capaces de moverse a cortas distancias— confían a su descendencia el papel de agentes dispersores. Si tiene éxito, la dispersión puede extender el área territorial de la especie, evitando al mismo tiempo el apiñamiento cerca de los padres, con el consiguiente agotamiento de recursos limitados. Además, la dispersión facilita la mezcla de un amplio fondo de genes, aumentando así las posibilidades de que la reproducción sexual pueda llegar a combinar dos o más mutaciones ventajosas.

Los pequeños productos de la reproducción están capacitados para desplazarse o ser transportados a distancias más o menos largas. Los hongos, por ejemplo, producen cantidades astronómicas de minúsculas esporas, cada una de las cuales sólo mide unas pocas milésimas de milímetro. Un «cuesco de lobo» puede contener miles de millones de esporas. Un soplo de viento o el impacto de una gota de lluvia puede estimular al cuerpo fructífero del hongo, para que desprenda una nube de esporas que se dispersan en una extensión de muchos kilómetros.

La asombrosa diversidad de mecanismos de dispersión de las semillas utilizados por las plantas con flores incluye adaptaciones al transporte por el viento, el agua y los animales. Los frutos de tojo y de algunas



El impacto de una gota de lluvia estimula al cuesco de lobo *(izquierda)* para que desprenda una nube de esporas. Sólo unas pocas caerán en un lugar favorable y germinarán, produciendo una nueva masa fúngica (el micelio) y, con el tiempo, nuevos cuerpos fructíferos.

especies del género *Impatiens*, por ejemplo, disponen de mecanismos a modo de catapultas que disparan las semillas a varios metros de la planta madre. Las semillas de los arces tienen alas que giran al viento como aspas de helicóptero, y las del diente de león poseen una especie de paracaídas piloso que las permite flotar en el aire. Los cocos están adaptados para flotar en el mar durante largos períodos (incluso disponen de protección contra el exceso de salinidad), lo que les permite trasladarse de isla en isla por toda la región tropical. Las semillas del *Geum* y la bardana tienen ganchos que se agarran como el Velcro a la piel de los mamíferos, para que éstos las dispersen.

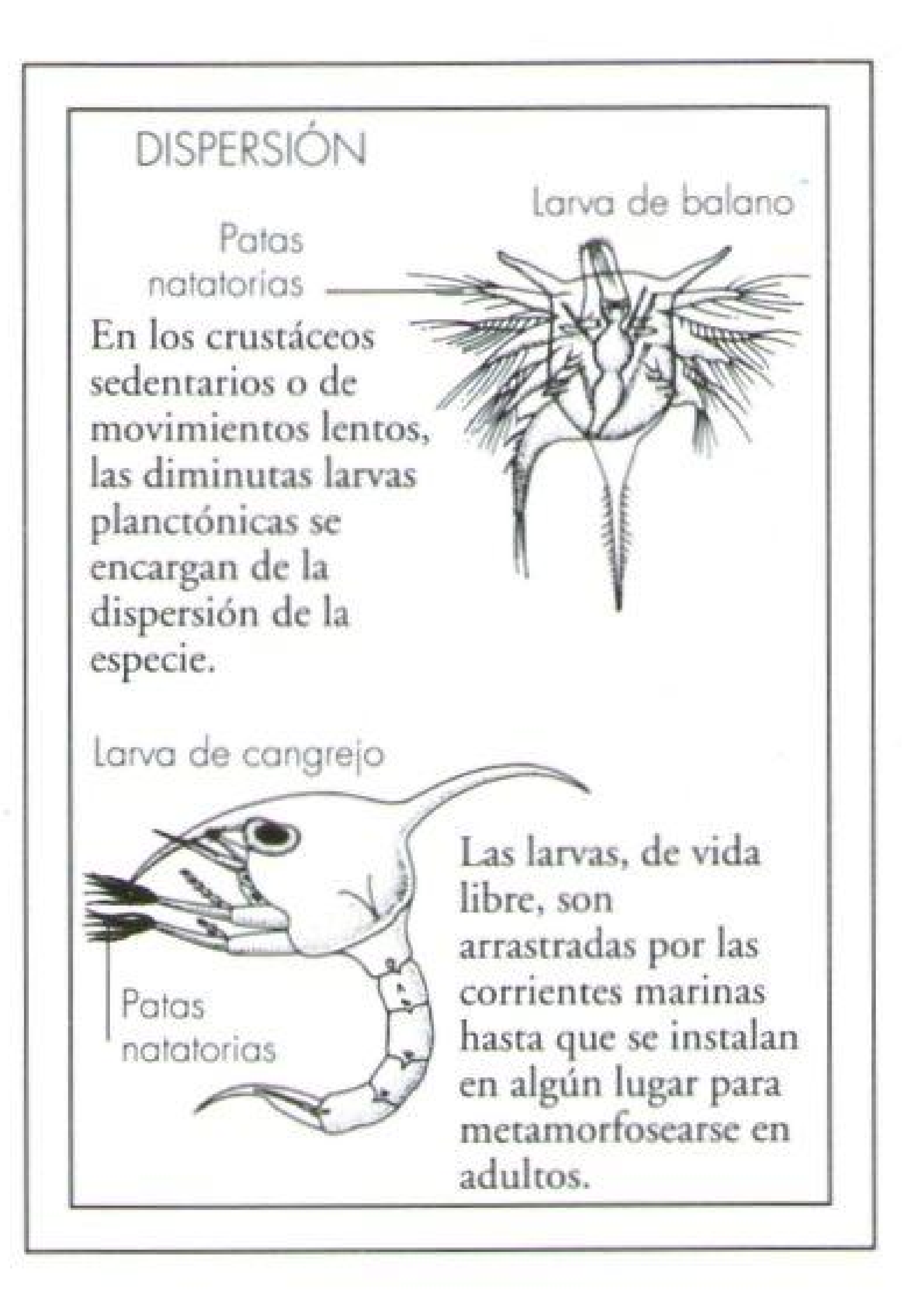
PARÁSITOS INTERNOS

La proporción de masa corporal y de nutrientes que los animales pueden dedicar a la reproducción suele depender de un delicado equilibrio con otras demandas. Para sobrevivir, el animal debe ante todo alimentarse y defenderse de los depredadores. Sólo entonces podrá desviar recursos a las actividades reproductoras.

Sin embargo, existe un tipo de animales, los parásitos internos o endoparásitos, que se concentra de manera abrumadora en la reproducción. Animales como los trematodos, cestodos (tenias) y nematodos parásitos prosperan en una superabundancia de alimentos, aportada por el cuerpo o el contenido intestinal de su huésped. Al vivir en el intestino, la sangre u otros órganos del huésped, los parásitos no necesitan dedicar recursos a encontrar comida ni a defenderse de los depredadores. De hecho, aparte de los ataques de las defensas inmunitarias de su huésped, los endoparásitos no sufren prácticamente ninguna influencia negativa de su entorno inmediato. En consecuencia, casi todos ellos se convierten en reproductores hiperactivos, transformando en descendencia el exceso de nutrientes aportado por el huésped.

Una hembra de la lombriz intestinal

El viento dispersa las semillas del diente de león *(arriba)*, alejándolas de la planta madre. Cada semilla madura posee un «paracaídas» plumoso, que se deja arrastrar fácilmente por el viento.





Ascaris (un nematodo), por ejemplo, es capaz de producir en un solo día 240.000 huevos. Como cada lombriz vive aproximadamente un año, puede producir en toda su vida casi 100 millones de huevos.

El esquistosoma, parásito de la sangre humana que infecta a más de 200 millones de personas en todo el mundo, sigue una estrategia reproductiva más complicada que la del *Ascaris*. Con su enrevesada amalgama de reproducción sexual y asexual, el esquistosoma ha aprovechado una considerable cantidad de oportunidades adaptativas.

Los machos y las hembras adultos viven juntos en los vasos sanguíneos humanos, en parejas que copulan constantemente *(ver esquema)*. Los individuos de algunas especies de esquistosoma se congregan en los alrededores del intestino: los de otras especies, en las proximidades de la vejiga. La hembra desprende un torrente constante de huevos espinosos, aproximadamente la mitad de los cuales van a parar a los tejidos del cuerpo del huésped, provocando los síntomas de la enfermedad llamada esquistosomiasis o bilarcia.

La otra mitad de los huevos rompe las paredes del intestino o de la vejiga del huésped, penetrando en las heces o la orina. En África, Asia y Suramérica, donde la enfermedad está muy extendida, estos huevos suelen ir a parar a corrientes de agua dulce y lagos. Allí los huevos germinan, y de ellos salen larvas ciliadas que infectan a los caracoles. Con el tiempo, después de varias fases de reproducción asexual, unas larvas microscópicas llamadas cercarias salen de los caracoles y pasan al agua. Desde allí penetran en la piel de cualquiera que nade, trabaje o se lave en el agua infectada, y se convierten en gusanos adultos.

Sin duda alguna, la combinación de reproducción asexual y sexual en un mismo ciclo vital ha contribuido al éxito de los parásitos del género *Schistosoma*. La clonación asexual en el interior de los caracoles constituye el método más económico para producir con rapidez un gran número de descendientes genéticamente idénticos (pp. 72-73). La fase sexual, en la sangre humana, facilita la diversidad genética por medio de la recombinación génica y probablemente constituye la razón de que existan seis o siete especies diferentes de esquistosomas humanos.

Cercaria, libre y nadadora

La esquistosomiasis o bilarcia es una enfermedad humana provocada por el parásito *Schistosoma mansoni*, que tiene un ciclo vital muy complicado, utilizando como huéspedes caracoles y personas, y alternando la reproducción asexual con la sexual.

Esporocistos hijos

Cercaria dentro del esporocisto

En el interior de cada esporocisto hijo se desarrollan muchos larvas de un nuevo tipo, la cercaria.

Huésped (caracol)

Esporocisto madre

En el interior del esporocisto madre, los esporocistos hijos se multiplican asexualmente.

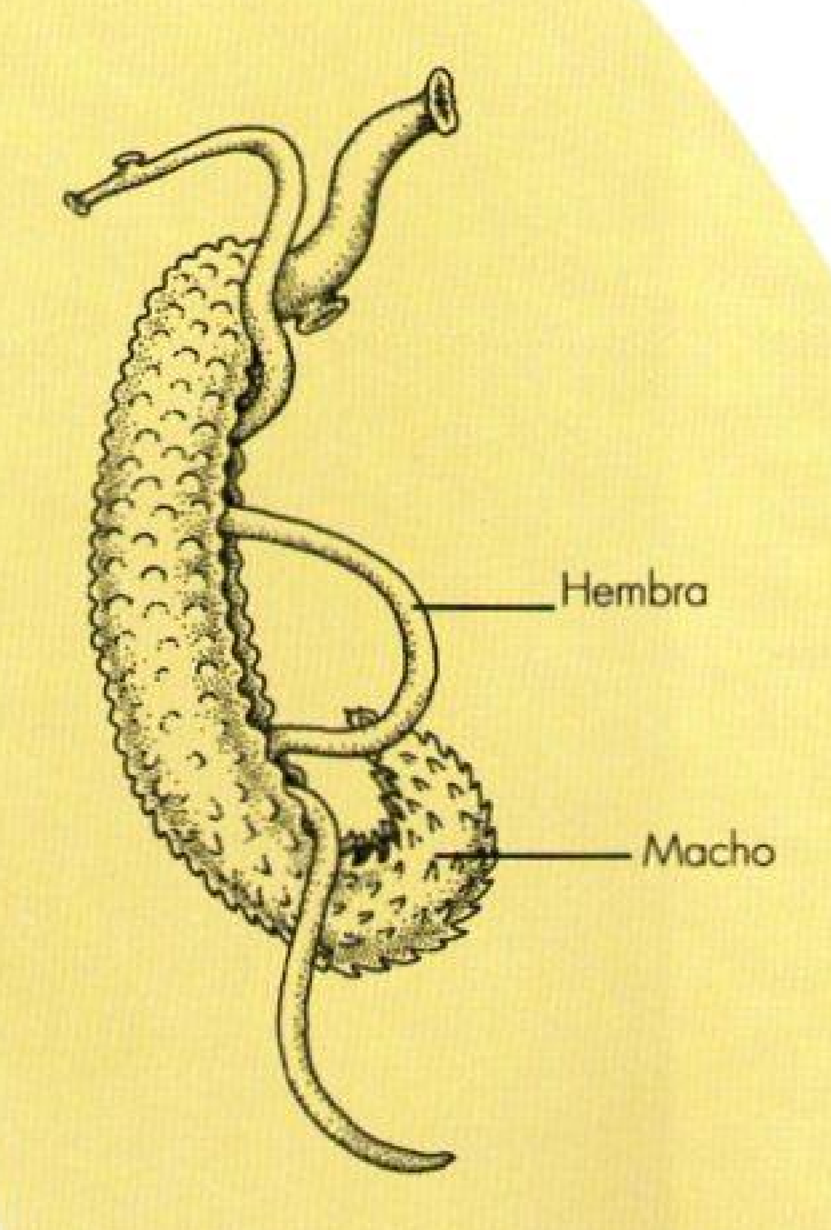
Miracidio en transformación

El miracidio invade al caracol perforando su piel. Durante el proceso, pierde su cubierta ciliada y se transforma en una larva en forma de saco llamada esporocisto madre.

Los huevos salen del huésped humano con las heces, pasando al agua. De ellos salen larvas ciliadas llamadas miracidios, que pueden nadar durante unas 24 horas. En este tiempo tienen que encontrar un caracol al que invadir; de lo contrario, mueren.

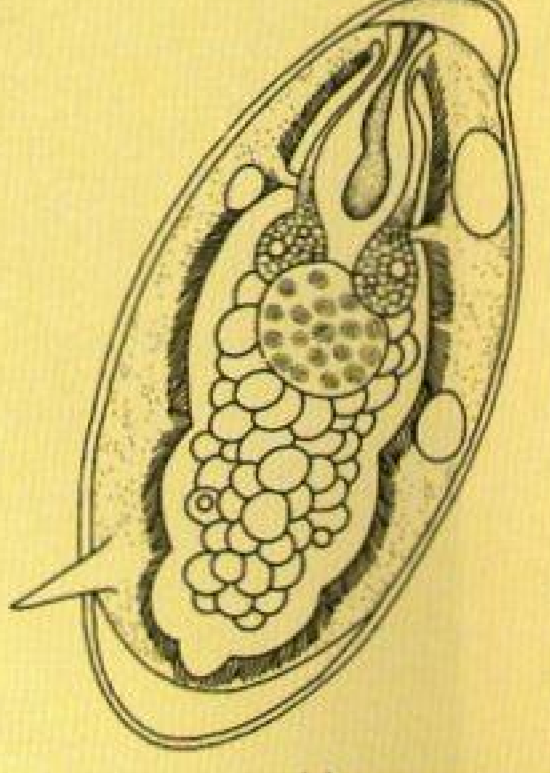
Del caracol salen miles de larvas cercarias que pasan al agua del río y penetran en la piel de las personas que se bañan o meten los pies en el agua. Durante la invasión, la cercaria pierde la cola bifurcada que le servía para nadar. La región de la cabeza se transforma en un adulto joven.

Dentro de los vasos sanguíneos del intestino humano, una pareja de adultos se une en cópula permanente.





Huésped (humano)



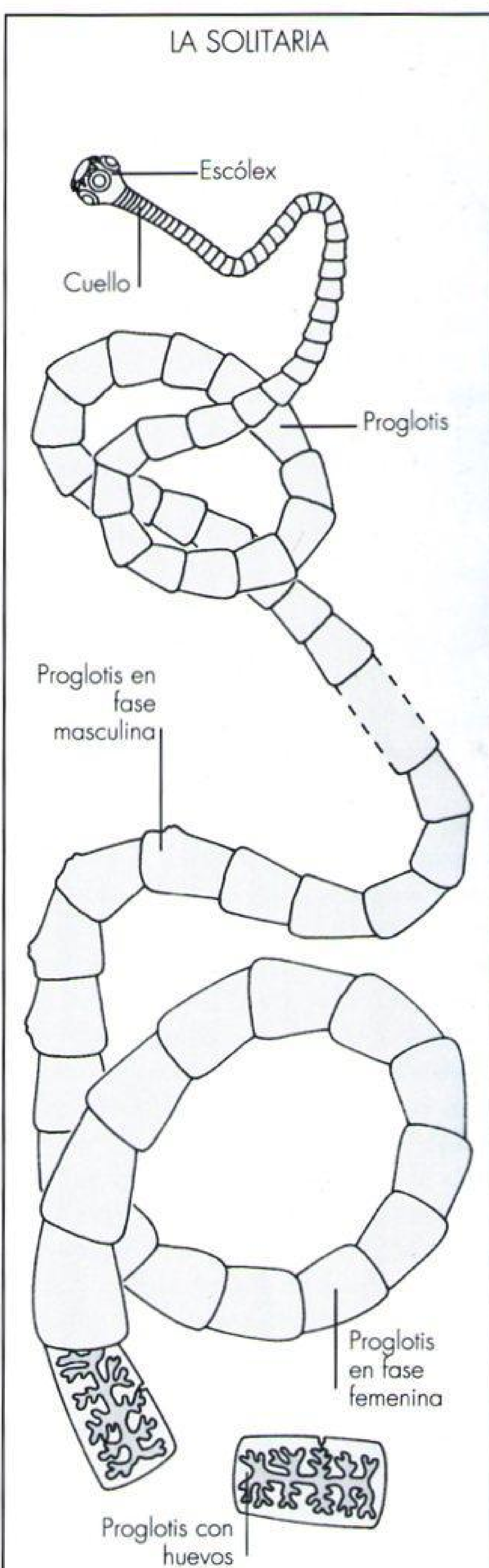
Huevo espinoso

Este huevo espinoso es uno de los miles que produce la pareja de gusanos copuladores. Contiene una larva ciliada llamada miracidio. La espina ayuda al huevo a escapar de los vasos sanguíneos del intestino humano.

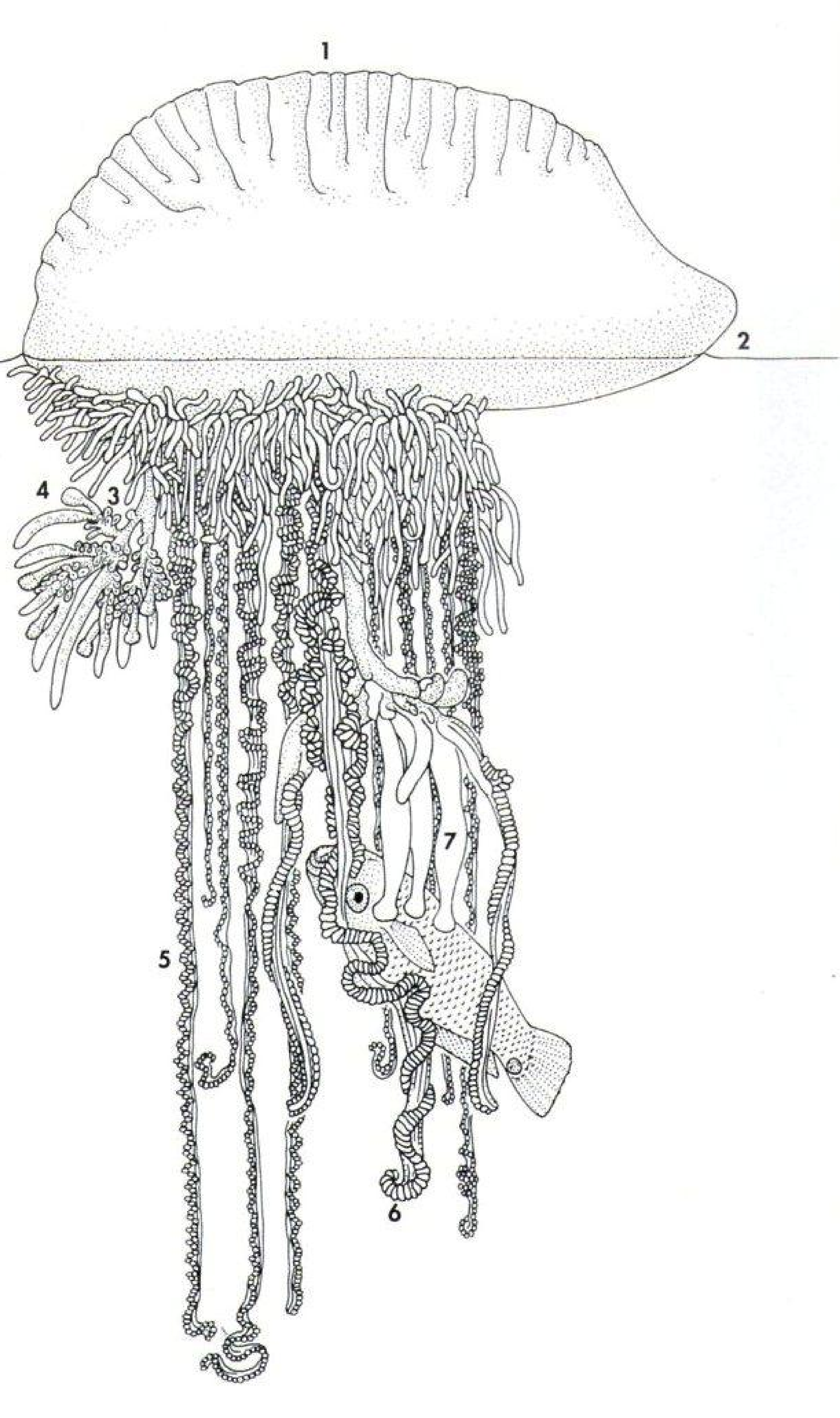


Miracidio libre y nadador

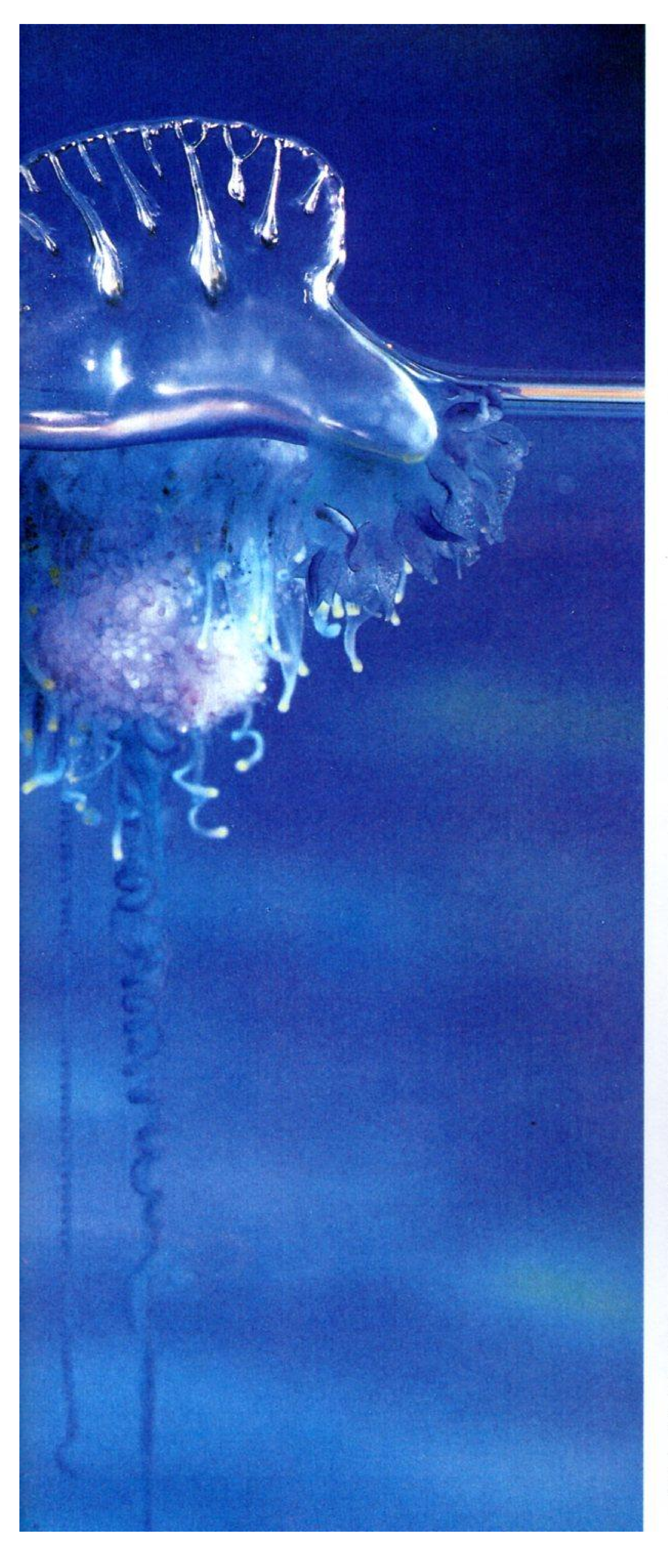
LA SOLITARIA



La tenia o solitaria está perfectamente adaptada a su vida de parásito interno de los vertebrados. El escólex de la «cabeza» ancla al gusano al intestino de su huésped. Detrás hay una serie de segmentos, las proglotis, que forman una cadena de hasta 10 metros de longitud. Cada segmento desarrolla primero órganos reproductivos masculinos y después femeninos. Los segmentos en fase masculina fecundan a los segmentos en fase femenina, que se transforman en sacos que contienen miles de huevos cada uno.



La carabela portuguesa es un organismo colonial formado por muchos individuos especializados, estrechamente unidos. Entre ellos figuran el flotador o neumatóforo (2), que mantiene a flote la colonia, estabilizado por la vela (1), y numerosos individuos reproductores, masculinos (3) y femeninos (4). Otros individuos están especializados en capturar presas y en digerirlas: son los tentáculos o dactilozoides (5 extendidos; 6 contraídos), que cuelgan bajo el flotador, y los gastrozoides (7), que están digiriendo un pez.



ADAPTACIONES DE LA ORGANIZACIÓN SOCIAL

Uno de los aspectos más fascinantes de la vida en la Tierra es el hecho de que, en determinadas especies, los individuos unidos por lazos de parentesco vivan juntos en sociedades estructuradas. Y, lo mismo que los individuos que las componen, estas sociedades se ven también sometidas a evolución, y pueden adaptarse y cambiar con el tiempo, en respuesta a alteraciones de sus circunstancias. El resultado de esta evolución ha sido la creación de sociedades animales complejas, como las de las hormigas, abejas y avispas.

Sin embargo, no siempre resulta fácil determinar en qué circunstancias se puede considerar que un individuo forma parte de una sociedad. En algunos organismos, como los seres humanos, los peces y las plantas de maíz, la separación entre un individuo y otro es clara y evidente. Pero cuando los organismos emparentados permanecen conectados de algún modo, la diferenciación entre individuos se hace más difusa.

Un coral de arrecife, por ejemplo, consta de muchos pólipos que extienden sus tentáculos por la noche en busca de alimento. En estos momentos parecen una multitud de anémonas marinas individuales que emergen de la superficie de la roca. Pero en realidad, los pólipos están conectados por un intestino común bajo la porción rocosa del coral, de manera que la comida atrapada por los tentáculos de un pólipo es compartida por todos los demás.

Una anémona de mar es sin duda un organismo individual, ya que no está físicamente conectada a otros miembros de su especie. Pero la condición de los pólipos de un coral resulta más difícil de especificar. ¿Se trata de un superorganismo con cientos de cabezas o de una serie de individuos engendrados por reproducción asexual, que no han logrado separarse por completo? Según como lo consideremos, ambas cosas son ciertas, como sucede también con la carabela portuguesa (*Physalia*), que consta de diferentes tipos de pólipos especializados en distintas funciones.

Los pólipos de un coral son todos clones genéticamente idénticos, por lo que no resulta sorprendente que todos ellos compartan los nutrientes de manera aparentemente altruista y no competitiva. Se ha renunciado a la competencia en beneficio del conjunto de la colonia, porque cualquier adaptación que favorezca la supervivencia y reproducción del coral tendrá como consecuencia inevitable la producción de nuevas copias genéticas de los pólipos que lo forman.

La carabela portuguesa, *Physalia sp.*, es un organismo colonial, compuesto por cientos de individuos diferenciados. El más grande de todos es el flotador o neumatóforo, que sobresale de la superficie y mantiene a flote la colonia. Por debajo viven otros individuos, especializados en tareas como la alimentación o la reproducción. Todos están unidos físicamente y son genéticamente idénticos.



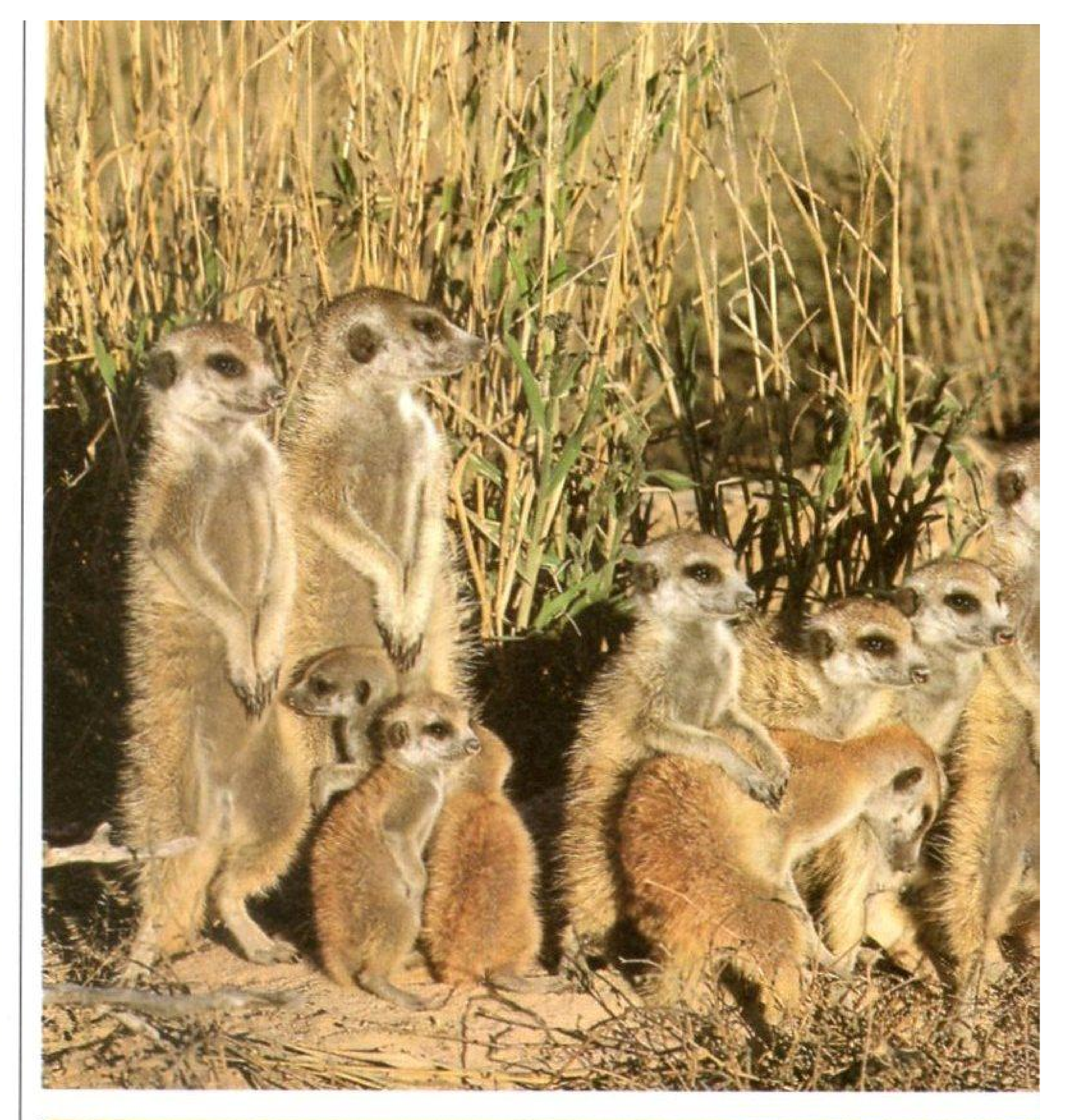
PARENTESCO GENÉTICO

El coral colonial es un ejemplo extremo y definitorio de la relación entre similitud genética y adaptaciones de conducta tendentes a la cooperación en grupos de organismos de la misma especie. Como regla general, cuantos más genes comunes existan en un grupo de organismos, mayor será el parentesco entre ellos y existirán más probabilidades de que se comporten con aparente altruismo y cooperación. En lo que atañe a la evolución, estos rasgos de comportamiento social serán adaptativos si con ellos se consigue transmitir a la siguiente generación más genes que los que se transmitirían si no existiera conducta cooperativa.

En muchos grupos de animales, como los insectos, las aves e incluso los mamíferos, existen especies que forman colonias o sociedades con un considerable nivel de cohesión social, actividades cooperativas y sofisticados sistemas de comunicación. Estas sociedades son las «unidades» evolutivas en las que se manifiestan los cambios y adaptaciones.

El que un pólipo consuma los alimentos que captura o los comparta con vecinos genéticamente idénticos tiene poca relevancia para el éxito reproductivo del coral en su conjunto. Pero cuando las colonias están formadas por individuos que no son genéticamente idénticos, como sucede en las aves que se congregan para reproducirse, la ayuda o la competencia entre individuos puede tener consecuencias más complicadas. La conducta particular de un individuo puede favorecer o perjudicar el éxito reproductivo propio o de la colonia a la que pertenece.

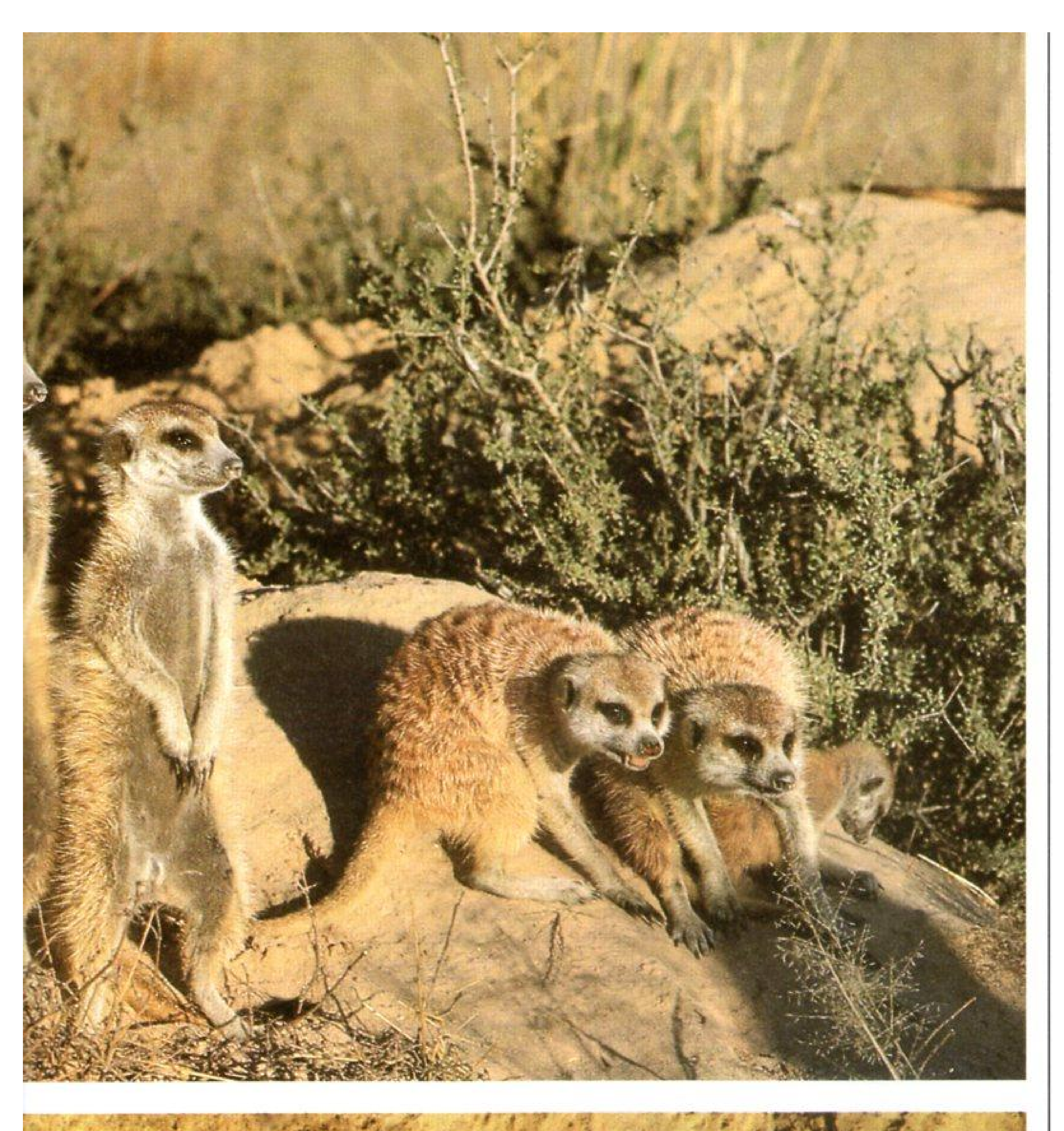
En principio, la mejor estrategia reproductiva para un individuo, sean cuales sean las circunstancias, parece ser el egoísmo sin contemplaciones. Si la finalidad evolutiva de un animal consiste en engendrar el mayor número posible de descendientes con una constitución genérica similar a la suya, ¿qué mejor estrategia que





Las colonias de abejarucos (*derecha*) hacen sus nidos en las paredes de los acantilados. Pero en cada colonia sólo se reproducen unas cuantas parejas de machos y hembras dominantes. Cada una de estas parejas reproductoras es atendida por un pequeño grupo de pájaros, que colaboran en la construcción y defensa del nido y en la alimentación de los polluelos. Aunque son fértiles, estos asistentes no se reproducen.







concentrar todos los esfuerzos en la reproducción personal? Pero lo cierto es que, en determinadas circunstancias, un animal puede transmitir más genes idénticos a los propios ayudando a otro individuo a reproducirse, en lugar de reproducirse él mismo.

En este contexto, es importante recordar que en la reproducción sexual ortodoxa —entre machos y hembras diploides (pp. 68-69)— cada padre sólo transmite a la descendencia el 50 por 100 de sus genes. La eficiencia reproductiva general es una combinación de este nivel de parentesco genético con la probabilidad de engendrar descendientes que puedan sobrevivir y reproducirse a su vez.

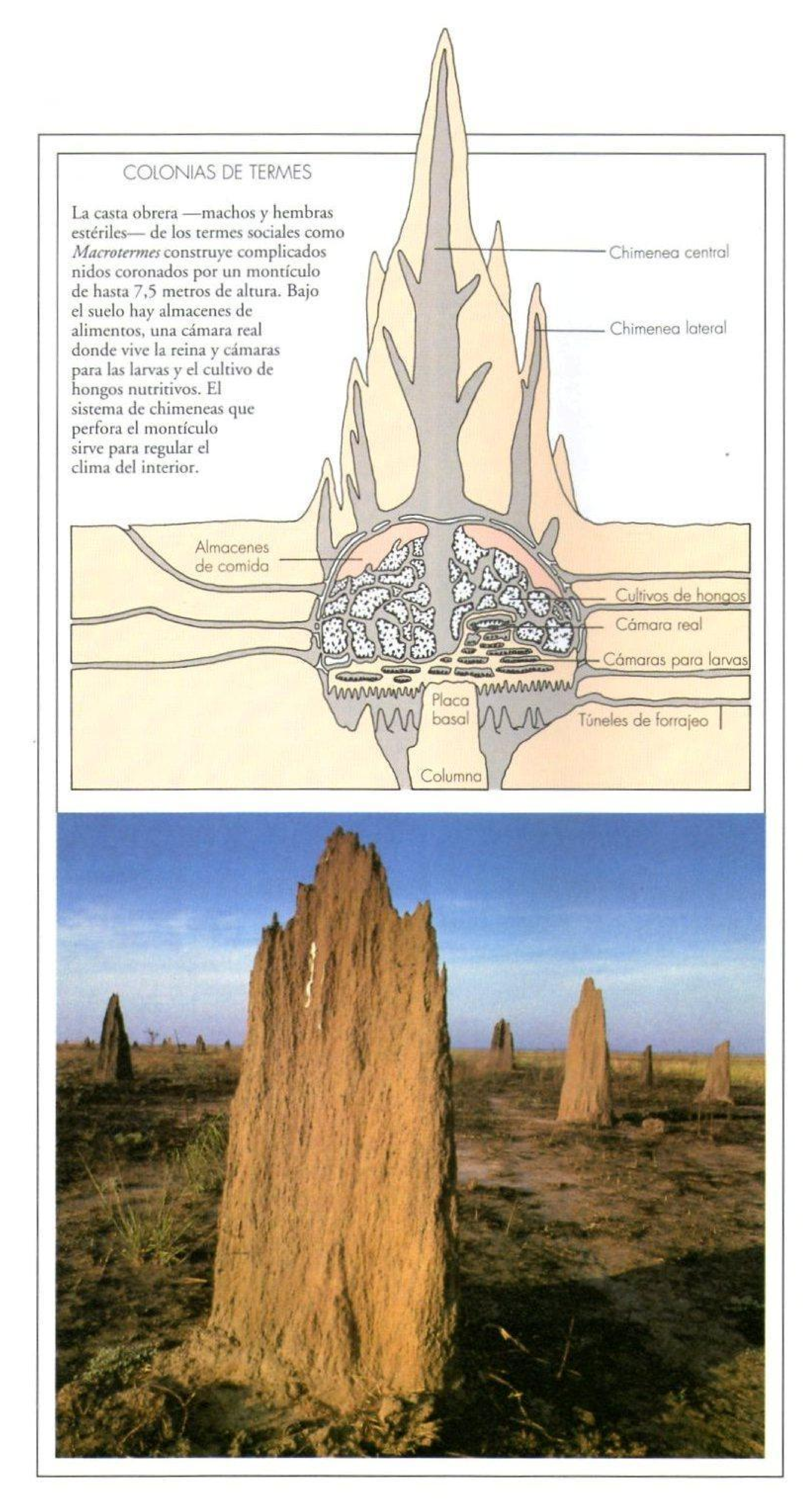
¿REPRODUCIRSE O NO REPRODUCIRSE?

Imaginemos un caso hipotético en el que un animal hembra, A, es el fruto de la unión sexual de dos padres experimentados, B (el padre) y C (la madre). La experiencia sexual y reproductiva de B y C en el momento de analizar su potencial adaptativo permite suponer que sus descendientes tendrán un 60 por 100 de probabilidades de supervivencia. En cambio, la inexperiencia de A significa que, si se reproduce en su primer año de vida adulta, sus descendientes sólo tendrán un 20 por 100 de probabilidades de sobrevivir.

En estas condiciones, ¿cuál sería la mejor estrategia reproductiva de A? ¿Debe reproducirse a toda costa o sería mejor que dedicara sus energías a ayudar a sus padres a reproducirse de nuevo? La primera opción significa que se transmitirán a la siguiente generación el 50 por 100 de los genes de A, pero sólo con un 20 por 100 de probabilidades de sobrevivir. Así pues, el flujo total de genes será de un 10 por 100.

Pero si A renuncia a reproducirse y en cambio ayuda a sus padres a elevar la tasa de supervivencia de la prole, del 60 al 100 por 100, el resultado será muy distinto. Por término medio, A compartirá el 50 por 100 de sus genes con los demás descen-

El trabajo en equipo permite a los meerkats sobrevivir en el desierto africano del Kalahari. El meerkat gris o suricato (*Suricata suricatta*) es una especie de mangosta que vive en colonias muy estructuradas, de 20 a 30 individuos. Todos los adultos se reproducen, pero cooperan en la alimentación y cuidado de las crías y en la defensa de la colonia.



La casta obrera —machos y hembras estériles— de los termes sociales como *Macrotermes* construye complicados nidos coronados por un montículo de hasta 7,5 metros de altura. Bajo el suelo hay almacenes de alimentos, una cámara real donde vive la reina y cámaras para las larvas y el cultivo de hongos nutritivos. El sistema de chimeneas que perfora el montículo sirve para regular el clima del interior.

dientes de B y C, puesto que son sus hermanos. Así pues, cada nuevo hermano recibirá el 50 por 100 de sus genes, con un 100 por 100 de probabilidades de sobrevivir. La tasa de éxito reproductivo es, pues, cinco veces mayor que en la opción anterior.

Este ejemplo, hipotético pero perfectamente posible, demuestra que la hembra A no debería reproducirse en su primer año de adulta, sino procurar aumentar su grado de adaptación (llamada adaptación inclusiva), ayudando a que sus padres se reproduzcan.

COLONIAS DE ABEJARUCOS

En muchas especies de animales sociales se pueden encontrar ejemplos de individuos que ayudan a otros a reproducirse. Dos casos bien conocidos son los abejarucos africanos y los meerkats. Los abejarucos son pájaros insectívoros de vuelo rápido y acrobático, que viven en colonias en cauces secos, hondonadas y laderas pedregosas cubiertas de monte bajo.

La colonias de cría constan de 10 a 20 nidos activos, que incluyen en total más de cien individuos, y que se instalan en agujeros en acantilados arenosos. Durante la época de cría, un pequeño grupo de pájaros asistentes ayuda a la pareja reproductora de cada nido, defendiéndolo contra las serpientes y otras aves y aportando comida para los polluelos.

Estos pájaros ayudantes se comportan de un modo tan aparentemente altruista porque su constitución genética es muy similar a la de la pareja reproductora (son sus hermanos, o hijos de una nidada anterior). La epoca de cría viene después de las lluvias y es muy breve, por lo que resulta difícil criar a los hijos con éxito. Debido a la escasez de alimentos y a los ataques de los depredadores es normal que, en cada temporada de cría, un grupo de cinco o seis adultos cooperativos sólo consiga criar un polluelo hasta la edad en que pueda reproducirse.

En condiciones tan adversas para la reproducción, la estrategia evolutiva más conveniente consiste en que algunos individuos ayuden a sus parientes cercanos más experimentados, en lugar de intentar reproducirse ellos. Como vemos, existen animales reales que imitan el comportamiento de los hipotéticos A, B y C, cuando las presiones selectivas los empujan en esa dirección.

COMUNIDADES SOCIALES

Casi todas las especies de insectos que forman verdaderas comunidades sociales pertenecen al orden de los himenópteros, un grupo que incluye las hormigas, las abejas y las avispas. Estas comunidades «eusociales» (las que presentan el máximo nivel de adaptaciones a la vida social) pueden constar de más de un millón de individuos, y en ellas alcanza su apogeo la tendencia a ayudar a la reproducción de otros individuos con genotipo similar al propio. El centro de una comunidad eusocial lo ocupa una única hembra reproductora, rodeada de obreras que jamás llegan a reproducirse. En las hormigas y especies afines todas las obreras son también hembras.

Un rasgo fundamental de los himenópteros eusociales, que parece haberlos preadaptado para una vida tan extremadamente social, es la insólita manera en que se determina su sexo. Casi todos son haplodiploides: las hembras poseen una dotación cromosómica diploide, pero los machos, que nacen de huevos sin fecundar, son haploides, con un solo conjunto de cromosomas. En todas las células del cuerpo de un himenóptero macho, la dotación cromosómica es similar a la de un espermatozoide.

En el sistema ortodoxo de determinación del sexo, que es el que se da en los seres humanos, los machos poseen dos cromosomas sexuales diferentes (X e Y) y las hembras dos cromosomas similares (X y X). Puesto que las hembras siempre producen óvulos con un cromosoma X, el sexo de la descendencia viene determinado por el cromosoma sexual del espermatozoide que fecunda el óvulo. Si el espermatozoide tiene un cromosoma X, el nuevo individuo será hembra; si es Y, será macho. Dado que los machos producen aproximadamente el mismo número de espermatozoides X e Y, en toda población numerosa habrá aproximadamente tantos machos como hembras.

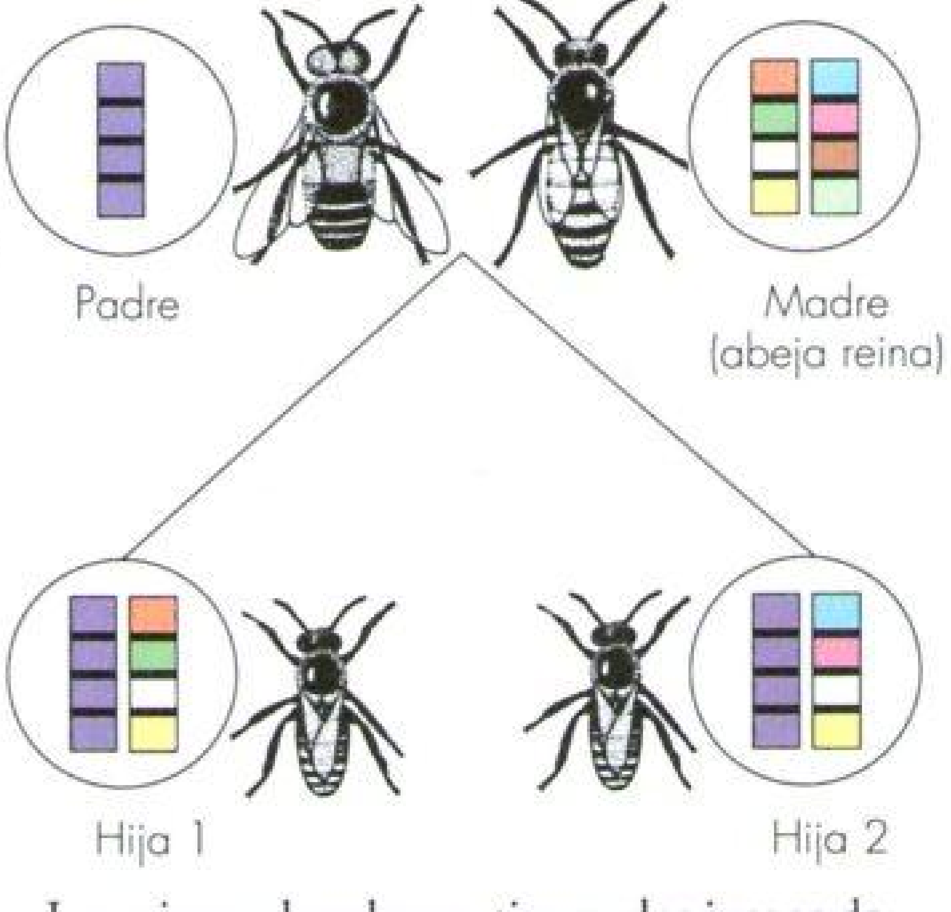
En cambio, en una colonia de himenópteros casi todos los individuos son hembras. Se trata de hembras estériles, porque su desarrollo reproductivo ha sido bloqueado por señales químicas: feromonas emitidas por la reina, que es la hembra reproductora y dominante.

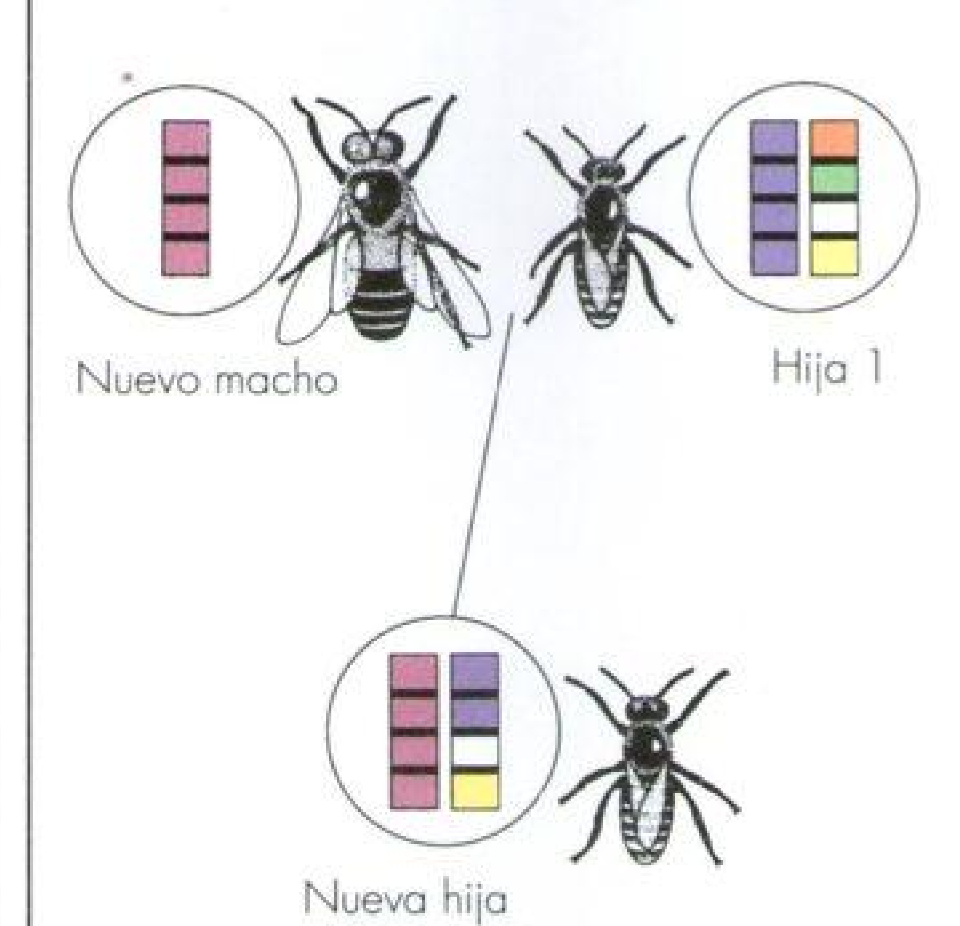
Las hembras obreras son hijas de la reina, que almacena en su cuerpo espermatozoides de un solo macho. Estas hembras



ABEJAS SOCIALES

Una colmena es una gran familia en la que viven tres tipos de abejas: la reina (la única hembra fértil), que pone todos los huevos; unos pocos machos, o zánganos, destinados a aparearse con las reinas vírgenes de la siguiente generación; y miles de obreras, que son hembras estériles. Todas las obreras son hermanas, hijas de la reina, y sus genotipos son idénticos en un 75 por 100. Constituyen el grueso de la colonia y se encargan de todas las tareas de construcción, recolección de alimentos y demás.





Las reinas y las obreras tienen dos juegos de cromosomas —son diploides—, pero los zánganos son haploides, con una sola dotación cromosómica. Genéticamente, todas las obreras son iguales en un 75 por 100, ya que comparten todos los genes del padre y la mitad de los de la madre. Si una obrera se reprodujera, sus hijas sólo serían iguales a ella en un 50 por 100. Por tanto, la mejor estrategia reproductiva para las obreras consiste en dedicarse a cuidar de la colonia y procurar que la reina engendre más individuos similares a ellas.



Estas hormigas hinchadas, repletas de néctar líquido, son como tinajas vivientes. En varias especies de hormigas hay una casta de obreras a las que las demás atiborran con miel y néctar hasta que sus abdómenes se hinchan desmesuradamente y pierden la capacidad de moverse. Se pasan la vida colgadas del techo de la cámara.
En épocas de sequía o escasez de alimento, la colonia recurre a las reservas de las obreras hinchadas, frotándolas para estimularlas a que regurgiten el néctar.

TRABAJANDO JUNTAS

Obrera pequeña

Obrera grande

Las hormigas cortahojas (*Atta sp.*) se alimentan de hongos, que cultivan en lechos de hojas masticadas, mezcladas con materias fecales, dentro de sus grandes hormigueros subterráneos. En la recolección de hojas participan obreras de dos tamaños: las obreras grandes cortan las hojas de las plantas y las llevan al hormiguero; las obreras pequeñas se suben a las hojas para espantar a las moscas parásitas que ponen sus huevos sobre las hormigas.

estériles, muy parecidas genéticamente, se ocupan del funcionamiento de la colonia. Las abejas obreras, por ejemplo, construyen las celdillas hexagonales de la colmena, con cera segregada por sus propios cuerpos. Las avispas obreras elaboran una especie de pasta de papel con material vegetal, y con ella construyen nidos muy ligeros. Las hormigas obreras excavan intrincados túneles y construyen nidos con restos vegetales.

Además, las obreras recogen toda la comida que necesita la colonia, para lo cual a veces tienen que recorrer grandes distancias. Y son capaces de comunicar a otras obreras la situación de nuevas fuentes de alimentos: las hormigas dejan pistas químicas (feromonas) en el suelo y las abejas ejecutan complicadas «danzas» al regresar a la colmena. También se encargan de defender la colonia contra los ataques, actúan como doncellas de la reina, cuidan de sus huevos y alimentan a las larvas recién nacidas.

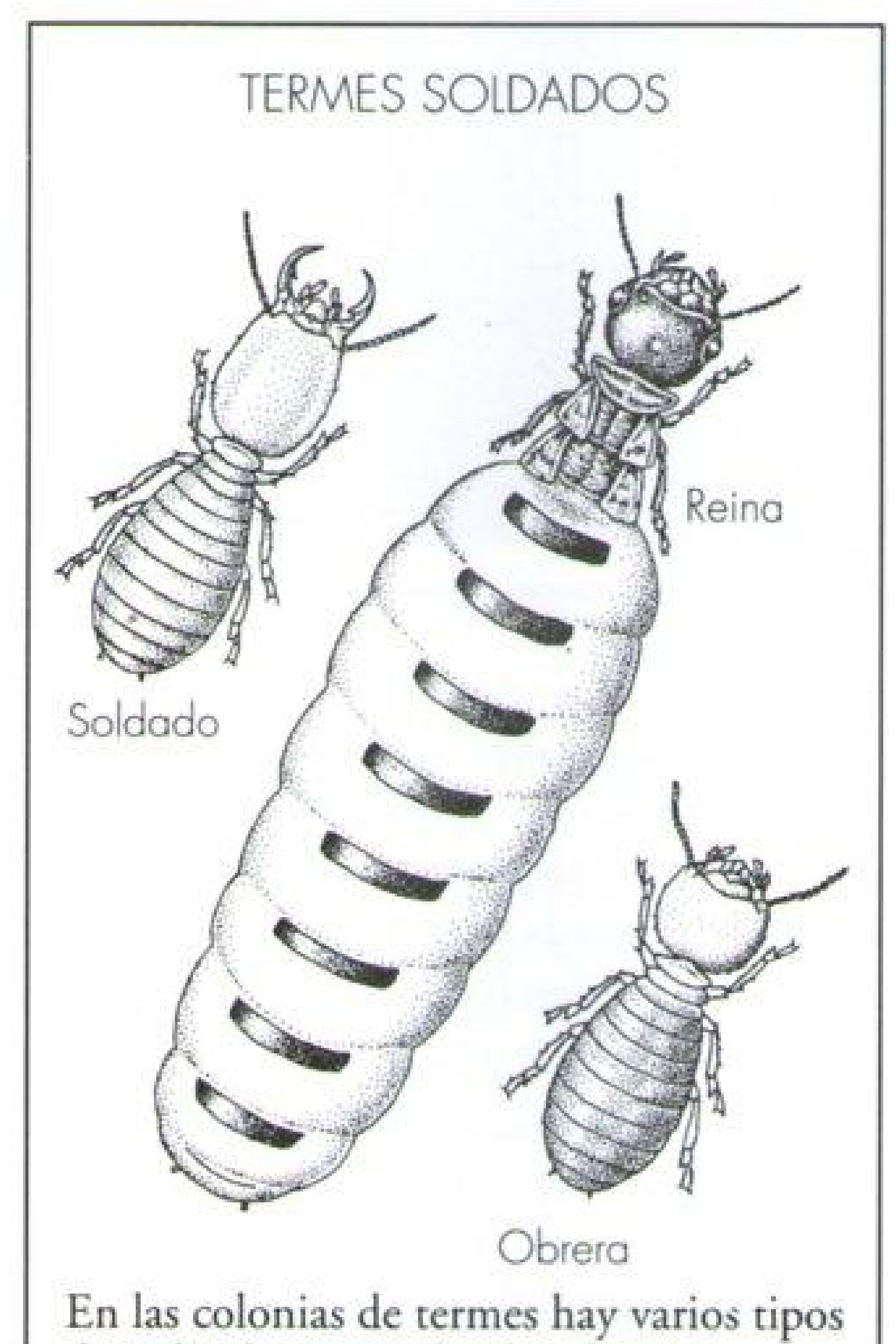
EL JUEGO DEL PORCENTAJE

Si el imperativo más apremiante de todo organismo es reproducirse lo más posible, ¿cómo es que todas estas hembras de himenópteros renuncian a tener descendencia propia? ¿Y cómo ha podido triunfar esta estrategia de adaptación social? Una vez más, la respuesta está en el grado de parentesco.

La reproducción sexual de los himenópteros constituye una fascinante distorsión de las relaciones de parentesco normales, en la que la actitud «altruista» de las obreras les hace tener más éxito, en términos evolutivos, que si se reprodujeran de manera independiente.

En estas especies haplodiploides, las obreras de la colonia suelen ser genéticamente idénticas en un 75 por 100 (ver p. 153), porque la mitad de sus genes (los que heredan de su padre haploide) más la mitad de la otra mitad (los que heredan de la madre diploide) son idénticos.

Cada vez que las obreras ayudan a la reina a engendrar más descendientes, están contribuyendo a crear nuevos individuos con un 75 por 100 de los genes iguales a los suyos. Esto representa un 25 por 100 más que lo que consigue cualquier padre en la reproducción sexual nor-



En las colonias de termes hay varios tipos de individuos estériles: las obreras normales recogen comida y realizan tareas de construcción; los soldados, dotados de grandes mandíbulas, defienden la colonia.



UN MAMÍFERO COLONIAL

Las ratas topo desnudas (*Heterocephalus glaber*) viven en colonias subterráneas en las zonas más tórridas de Africa oriental.
Estas curiosas criaturas sólo miden 10 cm de longitud, tienen la piel rosada y colgante, carecen casi por completo de pelo y poseen dos pares de dientes afilados y salientes. Excavan grandes redes de túneles en el suelo para llegar a los tubérculos que les sirven de alimento. Algunos de estos sistemas de galerías miden casi 3 km de longitud.
La construcción de los túneles corre a cargo de los obreros de la colonia. Mientras unos cavan, otros transportan la tierra a la superficie. También defienden la colonia y cuidan de la prole de la reina. En muchos casos, estas crías son hermanas de los obreros y tienen, por tanto, genes comunes.
La camada típica consta de 14 crías, pero pueden ser más de 20. La reina presenta una adaptación que le permite parir grandes camadas. En cuanto empieza a reproducirse, las vértebras se extienden y su cuerpo se alarga, gracias a lo cual puede parir grandes camadas sin engordar demasiado para moverse por los túneles.
En esta colonia (*derecha*), hay obreros excavando túneles (1) y retirando piedras de los pasadizos (5), mientras otra rata mordisquea un tubérculo (2) y otros dos obreros intentan taponar un túnel en el que ha penetrado una serpiente (3). La reina se encuentra en su cámara, rodeada de su prole (4). Una rata obrera acompaña a las crías a la zona de letrinas (6). Sin embargo, no todo es cooperación, y a veces se entablan feroces peleas entre miembros de la colonia (7).

mal. Si una obrera se cruzara con un macho, sus descendientes hembras sólo heredarían, como máximo, un 50 por 100 de sus genes.

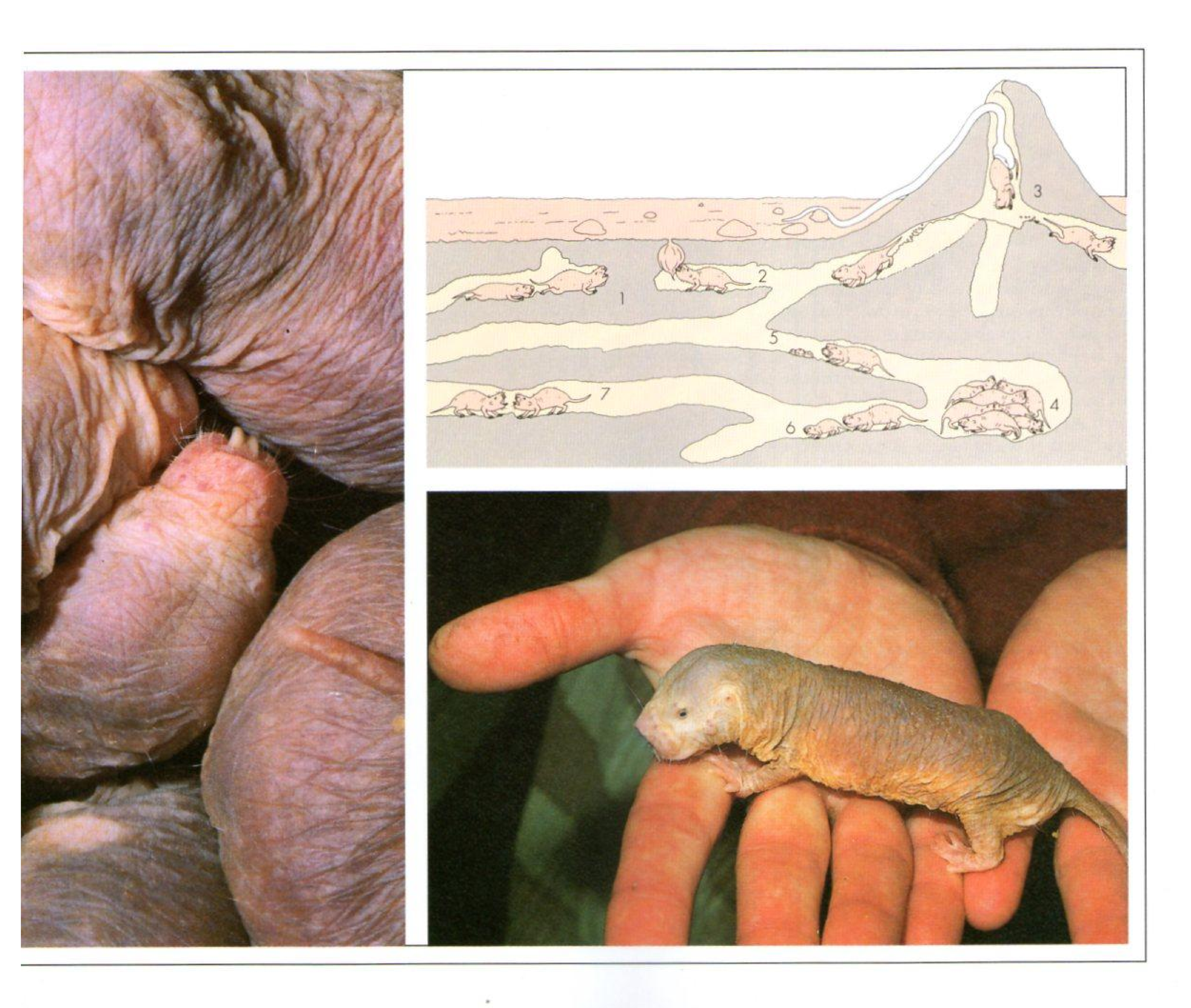
A lo largo de la evolución, este beneficio del 25 por 100 parece haber tenido el efecto de convertir a muchas especies de himenópteros en animales plenamente sociales. Las mutaciones que provocan conductas antisociales, o que anulan las restricciones al desarrollo sexual impuestas por las feromonas de la hembra, son eliminadas por la selección natural porque su éxito reproductivo es inferior al del modelo social.

RATAS TOPO DESNUDAS

En los años setenta, el ecólogo teórico Richard Alexander predijo en una conferencia las características que debería presentar un mamífero eusocial, en el caso de que se llegara a descubrir una especie semejante. Dicho mamífero sería un roedor pequeño y prolífico, que viviría permanentemente bajo tierra debido a su vulnerabilidad al mundo exterior. Una persona del público intervino para decir que las ratas topo desnudas se ajustan a esta descripción, y posteriormente se ha comprobado que estos roedores son, entre todos los mamíferos, los que más se aproximan al modelo social de las abejas y otros insectos eusociales.

Las ratas topo viven en colonias aisladas de unos cien individuos. La reproducción es privilegio de una única hembra y uno o dos machos escogidos. El resto de los machos y hembras de la colonia actúa, en términos genéticos, como las abejas u hormigas obreras, encargándose de construir las galerías y defender la colonia y las crías.

Las ratas topo desnudas son todas diploides, y su sexo se determina del modo normal.



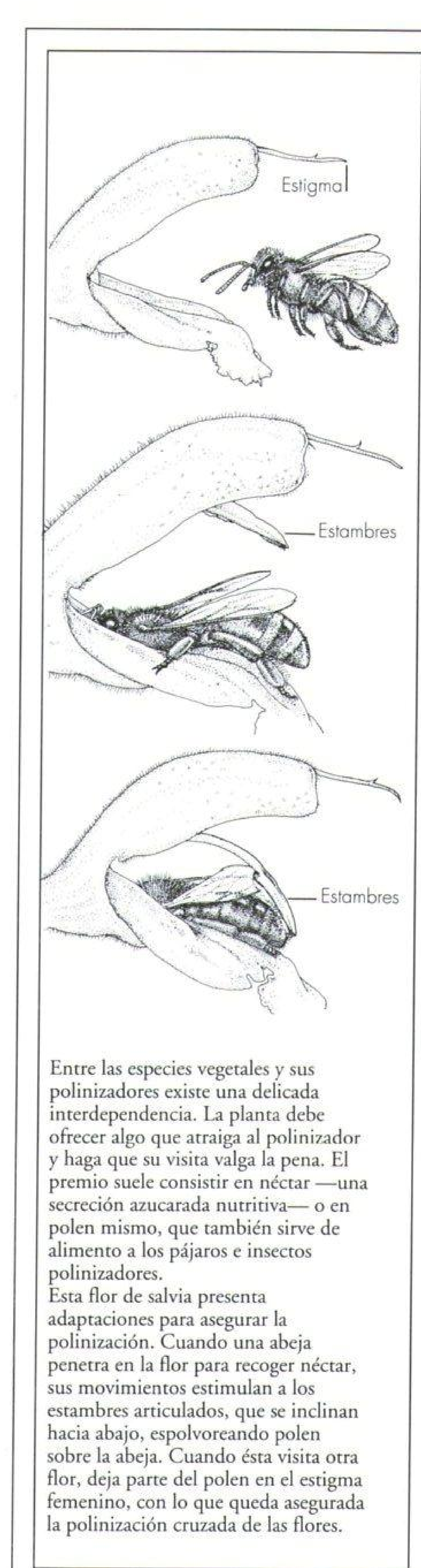
¿Qué ventaja selectiva ha podido orientar su reproducción hacia el modelo de los himenópteros? Muchos científicos han llegado a la conclusión de que se debe a una combinación de consanguinidad y factores ecológicos.

LA CONSAGUINIDAD DE LAS RATAS TOPO

El análisis del ADN ha revelado que los genes de los individuos que forman una colonia de ratas topo son muy similares. De hecho, el grado de consanguinidad en el seno de la colonia equivale al que se daría en una población humana en la que hermanos y hermanas se cruzaran durante 60 generaciones.

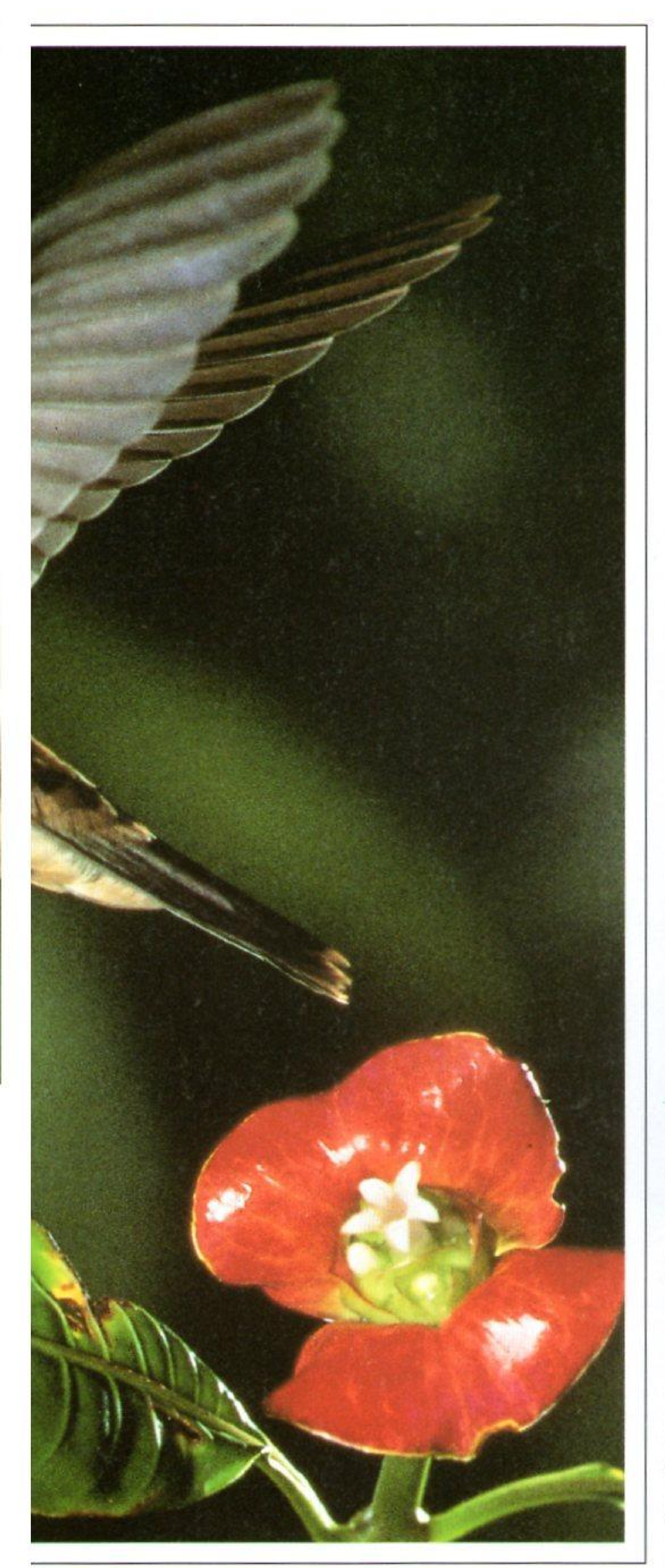
Como sucedía con los himenópteros, esta homogeneidad genética hace que resulte ventajosa cualquier adaptación de conducta que ayude a la reina a engendrar más hijos, ya que éstos heredarán copias de casi todos los genes que poseen las obreras.

Es muy posible que el elevado grado de consanguinidad se deba a presiones ecológicas. Las colonias de ratas topo viven aisladas unas de otras, y los tubérculos que les sirven de alimento crecen en lugares de difícil acceso, en un ambiente tremendamente hostil. Como las ratas no pueden sobrevivir en la superficie —han perdido incluso la capacidad de regular su temperatura corporal—, los cruzamientos entre individuos de distintas colonias son muy raros. Una vez que los elevados niveles de consanguinidad quedaron establecidos como norma, la similitud genética de los individuos de una colonia debió predisponerlos a la conducta reproductiva eusocial. Dada la elevada proporción de genes comunes, los individuos que cooperan con la colonia se ayudan a sí mismos.



Entre las especies vegetales y sus polinizadores existe una delicada interdependencia. La planta debe ofrecer algo que atraiga al polinizador y haga que su visita valga la pena. El premio suele consistir en néctar —una secreción azucarada nutritiva— o en polen mismo, que también sirve de alimento a los pájaros e insectos polinizadores.
Esta flor de salvia presenta adaptaciones para asegurar la polinización. Cuando una abeja penetra en la flor para recoger néctar, sus movimientos estimulan a los estambres articulados, que se inclinan hacia abajo, espolvoreando polen sobre la abeja. Cuando ésta visita otra flor, deja parte del polen en el estigma femenino, con lo que queda asegurada la polinización cruzada de las flores.

ADAPTACIONES DE COEVOLUCIÓN



Así como «ningún hombre es una isla», todos los seres vivos se ven afectados de un modo u otro por los demás organismos con los que comparten el planeta. En el curso de la evolución, los efectos de la asociación entre dos especies pueden quedar permanentemente integrados en la constitución genética de una de ellas, o de las dos. La evolución de los herbívoros, que se manifiesta por ejemplo en el diseño adaptativo de sus dientes, está ligada a la de las plantas que consumen. De manera similar, las plantas han desarrollado ciertas características —como hojas espinosas o sustancias tóxicas— para defenderse de ciertos tipos de herbívoros. Las historias de evolución paralela abundan en el mundo de los depredadores y sus presas.

Todos los hábitats se componen, al menos en parte, de seres vivos, y todos incluyen una comunidad de especies, que viven y evolucionan unas junto a otras. Los individuos de las diferentes especies interfieren unos con otros, compitiendo por los recursos o devorándose unos a otros, según su posición en la cadena alimentaria. En este contexto, los seres vivos se adaptan para evolucionar juntos, y cada especie mejora sus posibilidades de supervivencia en un ambiente que, aunque pueda cambiar, siempre incluirá otras especies.

Cuando dos especies viven muy próximas en estas condiciones, un cambio en una de ellas puede estimular una alteración en la otra. Si esto se prolonga durante mucho tiempo, se apreciará una pauta de adaptaciones recíprocas. Las dos especies ya no evolucionan por separado, sino que coevolucionan como miembros de un par.

Los casos más extremos de coevolución se encuentran en especies que pasan gran parte de sus vidas en estrecha relación física, de parasitismo o simbiosis (también llamada mutualismo).

En el parasitismo, una de las especies —el parásito— vive dentro o sobre el cuerpo de la otra, que se llama huésped. El parásito utiliza a su huésped como hábitat y fuente de alimento, pero al hacerlo le causa un perjuicio. La mayor adaptación del parásito significa una desventaja adaptativa para el huésped. En estas condiciones, la coevolución suele adoptar la forma de una interminable «carrera de armamentos». El huésped adquiere una adaptación defensiva —por ejemplo, en su sistema inmunológico— para librarse del parásito, y el parásito contrarresta esta defensa. El huésped responde con otra adaptación defensiva, y la carrera de armamentos se prolonga generación tras generación.

Un colibrí de la especie *Colibri delphinae* introduciendo su largo pico en una flor para libar el néctar. Tanto el pico del ave como las estructuras de la flor han evolucionado en paralelo, hasta constituir un sistema de alimentación eficiente para el colibrí y un mecanismo de polinización igualmente eficiente para la planta.



En cambio, la simbiosis aumenta las posibilidades de supervivencia y mejora el rendimiento reproductivo de ambas especies. En términos evolutivos, los dos miembros de la asociación se encuentran mejor adaptados viviendo juntos que si vivieran por separado. Por ejemplo, todas las plantas con flores podrían recurrir al viento o al agua para lograr la polinización —la fecundación de una flor por el polen de otra de la misma especie— y muchas lo hacen, pero hay especies que han encontrado la manera de que ciertos animales se encarguen de esta importantísima función, con mucha más eficacia. Los animales que participan en este tipo de simbiosis son insectos y aves, que llevan el polen de una planta a otra; también existen murciélagos que polinizan plantas cuyas flores se abren de noche.

Desde que aparecieron las plantas con flores, en el período Cretácico, han venido ofreciendo a los polinizadores apetitosas recompensas en forma de néctar o de polen mismo, a cambio de sus servicios. Incluso existen plantas, como la salvia (ver p. 158), que han desarrollado extraordinarios mecanismos para que, al posarse un insecto, los órganos reproductivos de sus flores ejecuten los movimientos precisos.

DEPENDENCIA RECÍPROCA

Los miembros de una simbiosis de polinización pueden acabar dependiendo por completo uno del otro. Durante más de 65 millones de años, las higueras han venido manteniendo un estrecho pacto coevolutivo con ciertas especies de avispas (agaónidos). Cada especie de higuera está asociada a una especie concreta de avispa, y sólo ésta poliniza sus flores. Pero lo más sorprendente es que las avispas sólo pueden reproducirse en el interior de los higos *(ver esquema)*. Casi todos los aspectos del proceso reproductivo de las higueras y las avispas han evolucionado en respuesta a presiones selectivas provocadas por el otro miembro de la asociación simbiótica. Los destinos de estos dos grupos de organismos han quedado unidos de forma inseparable.

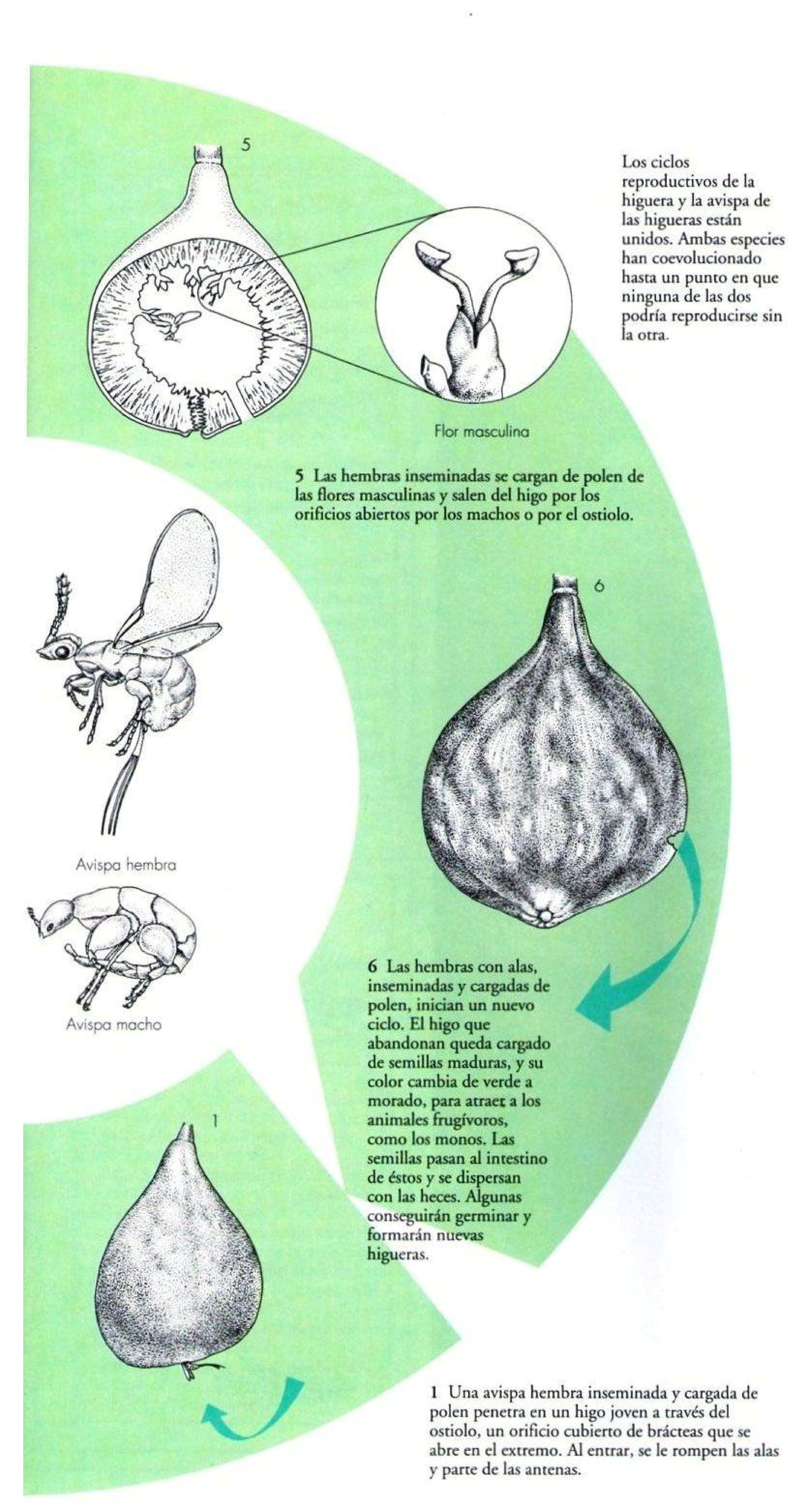
Un aspecto clave de esta insólita asociación es que la avispa hembra recoge afanosamente polen de las flores masculinas de la higuera y lo distribuye entre las flores femeninas. Igualmente sorprendente es el modo en que la avispa hembra se automutila sin vacilar para penetrar en el higo y

3 Los machos sin alas salen de sus cápsulas pupales e inseminan a las hembras, que aún se encuentran en sus cápsulas. A estas alturas, el higo ha desarrollado un tapizado interior de flores masculinas, cargadas de polen.

4 Algunos machos mueren inmediatamente después de la copulación. Otros perforan orificios en la pared del higo y después mueren.

Una vez polinizadas, las flores de estilo largo producen semillas. Los óvulos de las flores de estilo corto son devorados por las larvas de avispa que salen de los huevos, y que después se transforman en pupas.

2 El interior del higo está revestido de flores femeninas, unas con estilos largos y otras con estilos cortos (el estilo es el tubo que conecta el estigma, donde caen los granos de polen, con los óvulos). Tras descargar el polen sobre los estigmas, la avispa madre pone los huevos junto a los óvulos de las flores de estilo corto, ya que su oviscapto no alcanza los de las flores con estilo largo. Después de poner los huevos, la hembra muere.



Los ciclos reproductivos de la higuera y la avispa de las higueras están unidos. Ambas especies han coevolucionado hasta un punto en que ninguna de las dos podría reproducirse sin la otra.

5 Las hembras inseminadas se cargan de polen de las flores masculinas y salen del higo por los orificios abiertos por los machos o por el ostiolo.

6 Las hembras con alas, inseminadas y cargadas de polen, inician un nuevo ciclo. El higo que abandonan queda cargado de semillas maduras, y su color cambia de verde a morado, para atraer a los animales frugívoros, como los monos. Las semillas pasan al intestino de éstos y se dispersan con las heces. Algunas conseguirán germinar y formarán nuevas higueras.

1 Una avispa hembra inseminada y cargada de polen penetra en un higo joven a través del ostiolo, un orificio cubierto de brácteas que se abre en el extremo. Al entrar, se le rompen las alas y parte de las antenas.

depositar allí sus huevos. Con frecuencia, en este proceso pierde las alas y parte de las antenas.

El interior del higo está tapizado de flores con estilos largos y cortos. La avispa inserta su oviscapto en un estilo corto y deposita los huevos en el ovario. Las flores de estilo corto se convierten en guarderías para las larvas de la avispa. Los ovarios de las flores con estilo largo quedan fuera del alcance de la avispa y pueden producir semillas.

BENEFICIOS METABÓLICOS

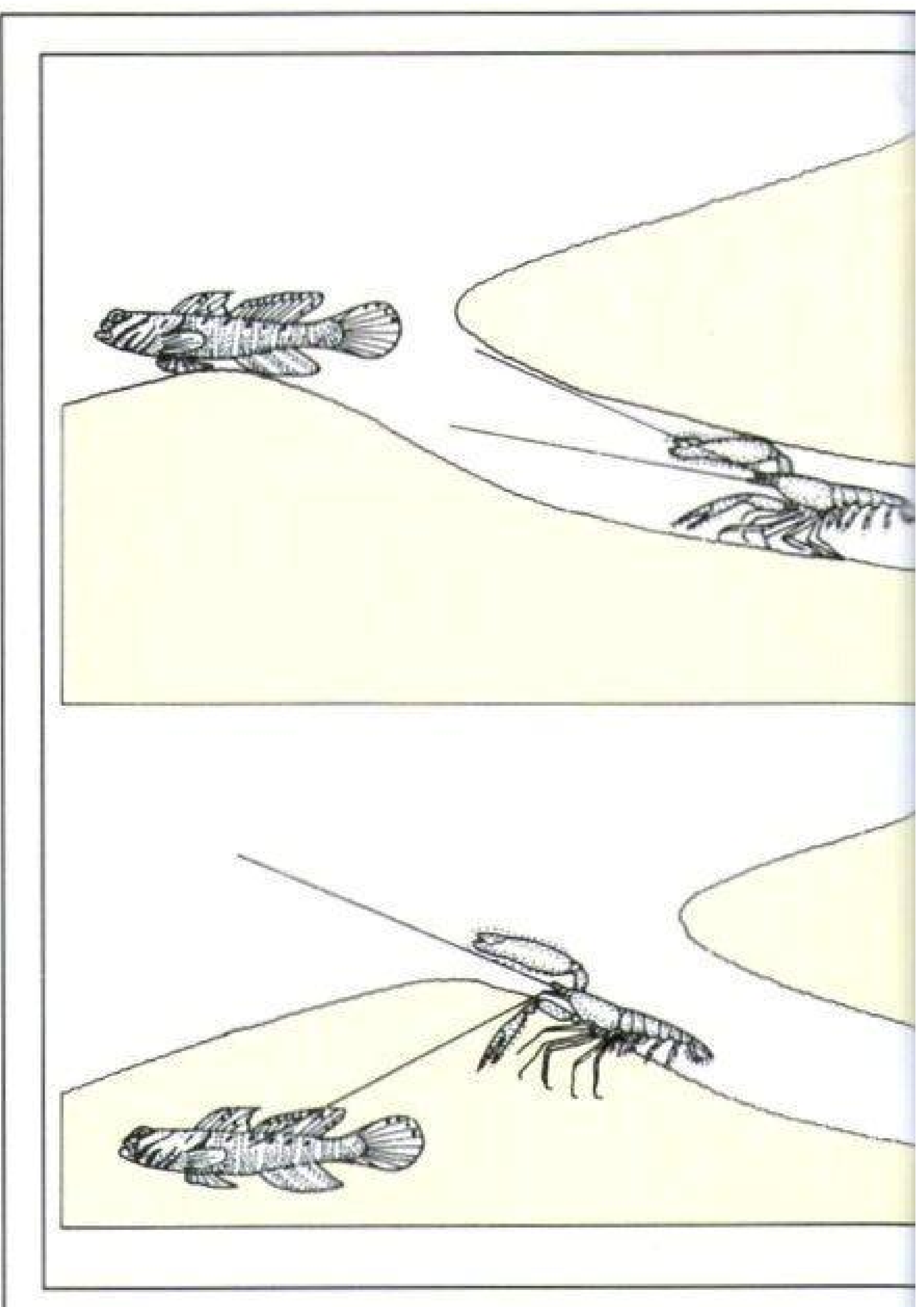
La interdependencia mutua puede implicar la coevolución de más de dos especies. La estrategia vital de los termes, por ejemplo, gira en torno a la simbiosis. Casi todas las especies de termes se alimentan de materiales vegetales ricos en celulosa, como madera y hojas secas. Aunque los termes son incapaces de digerir la celulosa por sí mismos, en sus intestinos vive una comunidad de protozoos y bacterias que sí que pueden digerirla. Algunas de las bacterias pueden incluso fijar el nitrógeno del aire, que los termes utilizan para sintetizar aminoácidos, las unidades estructurales de las proteínas. Los termes no podrían vivir sin sus microscópicos socios, y éstos sólo pueden vivir en el intestino de los termes. Ninguna de estas especies podría sobrevivir sin las otras.

Esta cooperación entre especies no es más que una de las múltiples y variadas formas de simbiosis en las que intervienen microorganismos, cuyas proezas metabólicas los convierten en socios muy valiosos. Incluso las plantas verdes, a pesar de la aparente independencia metabólica que les confiere la fotosíntesis, participan con frecuencia en asociaciones simbióticas. Por ejemplo, las leguminosas, como el guisante y la judía, viven en simbiosis con bacterias del suelo del género *Rhizobium*, capaces de fijar el nitrógeno del aire.

En estas simbiosis, diferentes estirpes de *Rhizobium* se asocian de manera específica con diferentes especies de leguminosas. Las bacterias se pegan a los pelos radicales de la planta y son transferidas al citoplasma de las células de la raíz, donde forman los nódulos radicales que caracterizan a las leguminosas. Las bacterias de los nódulos fijan el nitrógeno del aire que queda en los espacios de la tierra, y permiten que la planta lo utilice para la síntesis de aminoácidos y bases de nucleótidos. Esta asocia-



Los líquenes forman placas multicolores sobre la superficie de las rocas, donde muy pocos organismos fotosintéticos podrían sobrevivir (*izquierda*). En realidad, un liquen es una asociación de dos organismos, y básicamente se compone de hifas de hongo que forman una masa como de fieltro. Cerca de la superficie de esta masa hay una capa de algas unicelulares simbióticas, con capacidad fotosintética. El liquen se multiplica asexualmente, mediante fragmentos mixtos de hifas y filamentos de algas, llamados soredios, que se desprenden y dispersan (*arriba*). Cada soredio puede dar lugar a un nuevo liquen.



ción convierte a las leguminosas en plantas sumamente productivas y ricas en proteínas, incluso en suelos que carecen de nitratos y otras sales de nitrógeno.

CON AYUDA DE UN HONGO

La micorriza es una asociación en la que las raíces de una planta se entrelazan con las hifas de un hongo. Las hifas se anclan a las células de la raíz y se extienden como un halo por la tierra que la rodea. Aunque el hongo obtiene algunos nutrientes de la planta, ésta se beneficia mucho más, porque las hifas aumentan su capacidad de absorber sales minerales del suelo.

Las micorrizas adquieren especial importancia cuando algunos minerales esenciales, como los fosfatos, se encuentran en cantidades limitadas en el suelo. La escasez de fosfatos restringe el crecimiento de las plantas; en estas circunstancias, la cooperación de las micorrizas resulta muy útil para el desarrollo de algunas coníferas, brezos y plantas cultivadas, como el café.

ALIMENTO DE LAS ALGAS

Los microorganismos fotosintéticos, como las algas verdes unicelulares y las algas verde-azuladas, forman parte de muchas simbiosis, porque sus productos metabólicos pueden ser utilizados como alimento por el organismo asociado. Numerosos protozoos, esponjas, platelmintos y celentéreos sacan ventaja de la presencia de algas en sus tejidos. Cuando el animal se pone a la luz, las algas realizan la fotosíntesis. A cambio de los hidratos de carbono que producen, y que los tejidos del animal pueden aprovechar, las algas obtienen protección, dióxido de carbono y algunos minerales.

Estas simbiosis pueden tener consecuencias ecológicas muy importantes. Por ejemplo, la formación de arrecifes de coral por ciertas especies de celentéreos depende de algas dinoflageladas del género *Symbiodinium*, que viven en el interior de los pólipos del coral, dentro de las células intestinales. Los más probable es que fueran ingeridas como alimento y quedaron incorporadas en lugar de ser digeridas.

Cuando las algas realizan la fotosíntesis, los pólipos producen carbonato cálcico, que constituye el material duro o «rocoso» del arrecife; si no hay fotosíntesis, se interrumpe la formación de carbonato cálcico. Esta necesidad de fotosíntesis es la causa de que los arrecifes de coral sólo se formen en aguas poco profundas, donde llega suficiente luz solar. Sin estos asociados simbióticos, no existiría la Gran Barrera de Arrecifes.

Las algas fotosintéticas se asocian también con hongos para formar líquenes, que pueden vivir y prosperar en ambientes sumamente secos, fríos y faltos de nutrientes. Los miles de diferentes «especies» de líquenes no son especies en realidad, sino asociaciones de dos o tres especies —un hongo y una o dos algas— que forman una estructura consistente en una población de células de alga rodeadas por una maraña de hifas de hongo. Algunos líquenes constan de un alga verde y otra verde-azulada; esta última se encarga de la fijación de nitrógeno.

BUSCANDO PROTECCIÓN

Además de facilitarse alimentos, los miembros de una simbiosis pueden proporcionarse protección mutua. Por ejemplo, el ambiente de los fondos marinos arenosos, en los que viven los gobios y ciertas quisquillas de la familia alfeidos, ofrece

BENEFICIO MUTUO

Los animales pueden obtener ventajas evolutivas asociándose para vivir juntos. Las quisquillas de la familia alfeidos viven en los fondos arenosos y pueden excavar madrigueras para protegerse, pero son ciegas y están a merced de los depredadores cada vez que salen de sus madrigueras. Los gobios necesitan escondrijos para protegerse de sus enemigos, pero no pueden cavar. Si la quisquilla comparte su refugio con el gobio, ambos salen benficiados: el pez obtiene protección y la quisquilla adquiere un vigilante.
Parece que la quisquilla ha desarrollado un sistema de comunicación con el gobio, y sólo sale de su refugio cuando el pez vigila la entrada. Cuando la quisquilla sale, mantiene una de sus antenas en contacto con el pez. Si surge algún peligro, la quisquilla responde a los movimientos de huida del gobio y ambos se meten a toda prisa en la madriguera. Si se retira el pez, la quisquilla no responde ante el peligro, lo cual parece indicar que depende de este «sistema de alarma».
Otro aspecto de la asociación es que la quisquilla limpia al pez, devorando los parásitos externos y quitando la piel estropeada.





Heliconius adulta poniendo huevos
Nectario foliar
Imitación de huevo en la estípula
Hormigas protectoras
Huevo
Imitación de huevo en la estípula
Nectario foliar
Oruga de Heliconius comiendo hojas
Pupa de Heliconius

La pasionaria trepadora ha desarrollado varias complicadas asociaciones con insectos. Las mariposas *Heliconius* suelen poner sus huevos sobre estas plantas, para que sus orugas se alimenten de las hojas. Pero la hembra nunca pone huevos donde se vea una mancha amarilla que indica que ya hay un huevo puesto. En respuesta a esta conducta, la pasionaria ha desarrollado manchas amarillas en el extremo de las estípulas de las hojas, que imitan el aspecto de los huevos de mariposa, y con ellas engaña a las mariposas.

Además, la pasionaria posee nectarios adicionales en los peciolos de las hojas, para atraer a las hormigas. Éstas acuden al reclamo y atacan y matan a toda oruga que encuentren a su paso.

pocos refugios contra los depredadores. La quisquilla puede excavar galerías para esconderse, pero, como es ciega, resulta presa fácil para los peces rápidos cuando busca comida fuera de la galería. El gobio, en cambio, no puede cavar, pero tiene muy buena vista. Al asociarse, ambos salen ganando: el gobio adquiere una madriguera donde esconderse, y la quisquilla un centinela muy eficiente.

La protección es también el objetivo de algunas curiosas y complicadas asociaciones entre plantas e insectos, en especial hormigas. Las plantas que adaptan su estructura para acoger a una colonia de hormigas adquieren un ejército de vigilantes bien armados, que defenderán sus nidos con ferocidad y eficacia. Esta tropa se basta y se sobra para proteger a la planta contra las atenciones de los herbívoros forrajeros. En una especie de acacia africana, la base de cada espina se ha transformado en una amplia cavidad donde las hormigas pueden instalarse. Si una gacela u otro herbívoro empieza a mordisquear las hojas del extremo de una rama, su hocico no tardará en cubrirse de hormigas obreras que defenderán la planta a mordiscos y picotazos.

Un caso similar es el del árbol africano *Barteria*, perteneciente a la familia de la pasionaria, que mantiene una estrecha asociación con hormigas guerreras del género *Pachysima*. Las hormigas viven en las ramas huecas del árbol, alimentándose de la sustancia dulce producida por insectos cóccidos que crían como ganado. Los insectos herbívoros y los monos forrajeros que intentan devorar las hojas de la planta son disuadidos por la presencia de cientos de hormigas obreras. Incluso los agricultores que despejan la vegetación para labrar la tierra suelen dejar intactos los árboles de *Barteria* para evitarse problemas con los insectos que los defienden.

En las selvas tropicales de América del Sur, otros miembros de la familia de la pasionaria han entablado asociaciones similares. Las especies trepadoras son víctimas de la voracidad de las orugas de mariposas del género *Heliconius*. Cada especie de mariposa pone sus huevos en las hojas de una especie distinta de enredadera. Las orugas, que son inmunes a las sustancias tóxicas producidas por la planta, son perfectamente capaces de defoliarla por completo y matarla. Esta presión selectiva ha empujado a las enredaderas a desarrollar



El polluelo de cuco ha expulsado del nido a los verdaderos hijos de sus padres adoptivos, mucho más pequeños que él. Los polluelos mueren, con lo que el rendimiento reproductivo de la pareja huésped queda reducido a cero en esa estación. En cambio, el cuco tiene probabilidades de sobrevivir y reproducirse.

medidas para rechazar los ataques de las orugas (ver recuadro).

PARASITISMO DE CRÍA

Las relaciones parásito-huésped están muy difundidas en los reinos animal y vegetal. Existe un tipo de parásitos, los parásitos de cría, que no utilizan al huésped como fuente directa de alimento, sino que lo inducen a cuidar de la prole del parásito. La principal consecuencia evolutiva de esta astuta estrategia es que el parásito puede engendrar muchos más descendientes que si se reprodujera de manera independiente. Sin embargo, la especie huésped pierde eficiencia reproductiva, ya que desvía alimentos y energía para procurar el éxito de otra especie, en lugar de atender a su propia prole.

Aunque existen parásitos de cría entre los peces y los insectos, los ejemplos más conocidos corresponden a aves. El cuco europeo, *Cuculus canorus*, es el parásito de cría por excelencia. En primavera, los cucos adultos migran de África a Europa, regresando a un lugar cercano al de su nacimiento. En realidad, la especie se encuentra dividida en varias subespecies genéticamente diferenciadas, llamadas *gentes*. Cada *gens* está específicamente adaptada para parasitizar a una especie diferente de huésped. Un cuco puede pertenecer, por ejemplo, a la gens del bisbita común o a la del acentor común. La principal consecuencia de esta diferenciación es la imitación del aspecto del huevo. Las hembras de cada gens producen excelentes imitaciones de los huevos de la especie huésped.

ADAPTACIONES DEL CUCO

Cada hembra de cuco defiende un territorio que contiene muchos nidos de la especie huésped, y los vigila con atención. Cuando un macho la fecunda, la hembra empieza a poner huevos en estos nidos. Puede poner hasta 30 en una sola estación, pero nunca pone más de uno en cada nido. Por lo general, sincroniza su puesta de huevos para que coincida con la del huésped.

Las especies huéspedes han desarrollado un sistema de defensa contra los cucos basado en la «deserción». Si el ave advierte que sus huevos han sido movidos, abandona el nido y funda otro con nuevos huevos. Para contrarrestar esta defensa, la hembra del cuco pone su huevo muy deprisa, aprovechando los breves momentos en que la otra ave deja el nido sin vigilancia. Casi





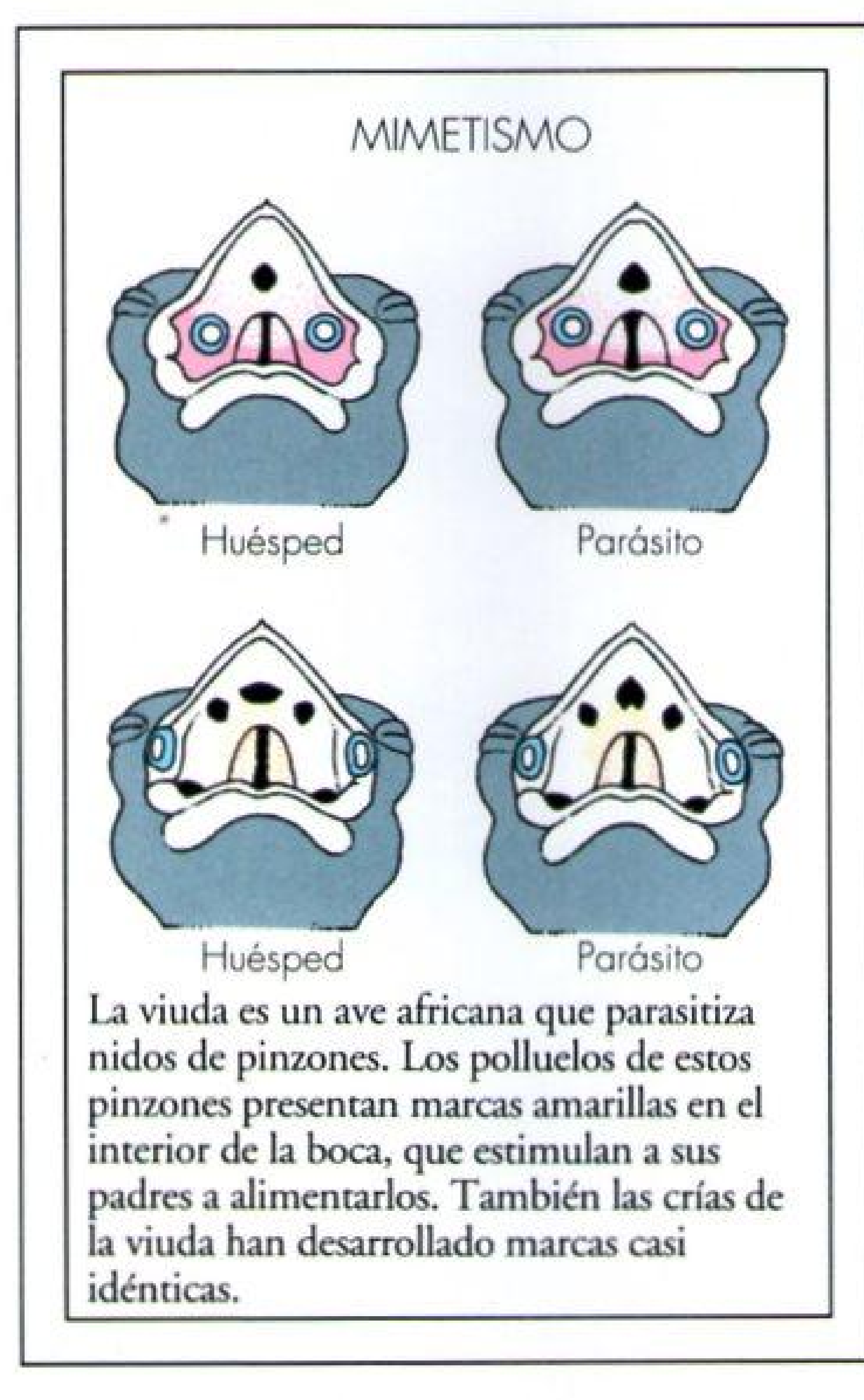
Las diferentes poblaciones de cucos europeos parasitizan a distintas especies de aves. Unas ponen sus huevos en nidos de bisbita y otras en nidos de carricero o de gorrión.

Los huevos del cuco se parecen a los de su huésped en tamaño y aspecto, aunque suelen ser más grandes, ya que el cuco es mucho más grande que sus huéspedes. En casi todas las aves, los huevos representan un 5 por 100 del peso del cuerpo. Para no excederse del tamaño, el cuco pone huevos que sólo pesan un 2,5 por 100 del peso de su cuerpo.

El lazo instintivo que une a padres e hijos hace que el ave huésped siga cuidando del intruso. Este carricero continúa alimentando a un polluelo de cuco que ya es mucho mayor que él.

todas las aves tardan bastantes minutos en poner un huevo, pero la hembra del cuco puede hacerlo en nueve segundos, lo cual constituye una adaptación evidente al parasitismo de cría.

Otra adaptación es la puesta de huevos «por lanzamiento», gracias a una cloaca proyectable, que permite a la hembra del cuco poner huevos en un nido que no puede alcanzar físicamente. Además, los huevos tienen una cáscara muy gruesa, que facilita la puesta rápida. Pero la característica más sorprendente de los huevos es la precisión con que imitan el aspecto de los huevos del huésped, no sólo en color y dibujos, sino también en tamaño *(ver recuadro)*.



La viuda es un ave africana que parasitiza nidos de pinzones. Los polluelos de estos pinzones presentan marcas amarillas en el interior de la boca, que estimulan a sus padres a alimentarlos. También las crías de la viuda han desarrollado marcas casi idénticas.

LA USURPACIÓN DEL NIDO

Después de poner su huevo, la hembra del cuco suele llevarse en el pico un huevo del huésped para destruirlo, dejando así en el nido el mismo número de huevos. Los cucos desarrollaron esta adaptación de conducta en respuesta a la capacidad de contar que las otras aves habían desarrollado como defensa contra los parásitos de cría.

En cuanto el polluelo de cuco sale del cascarón, empuja fuera del nido los demás huevos y expulsa a los polluelos que hayan nacido ya. De este modo, todos los esfuerzos de los padres se concentran en cuidar y alimentar al joven cuco, a pesar de que éste no tarda en hacerse mucho más grande que sus propios polluelos. Cualquier adaptación que favoreciera el rechazo del intruso implicaría un debilitamiento de los lazos que unen a padres e hijos, lo cual tendría peligrosas consecuencias en la mayoría de los casos, cuando no hay polluelos parásitos en el nido.

A medida que crece, el joven cuco se va familiarizando con el hábitat que rodea el nido y con los cantos y llamadas de sus padres adoptivos. La capacidad de reconocerlos le será muy útil cuando regrese a reproducirse el año siguiente, ya que tendrá que buscar un hábitat semejante y nidos de la misma especie para reproducirse con éxito.

MARCAS VISUALES

En otros casos similares, la especie huésped ha desarrollado adaptaciones coevolutivas de defensa con las que pretende engañar al parásito de cría. Los polluelos del pinzón de Melba, huésped habitual de la viuda africana, poseen marcas visuales en el interior del pico *(ver recuadro)*. Los pinzones adultos sólo alimentan las bocas que presentan la marca correcta.

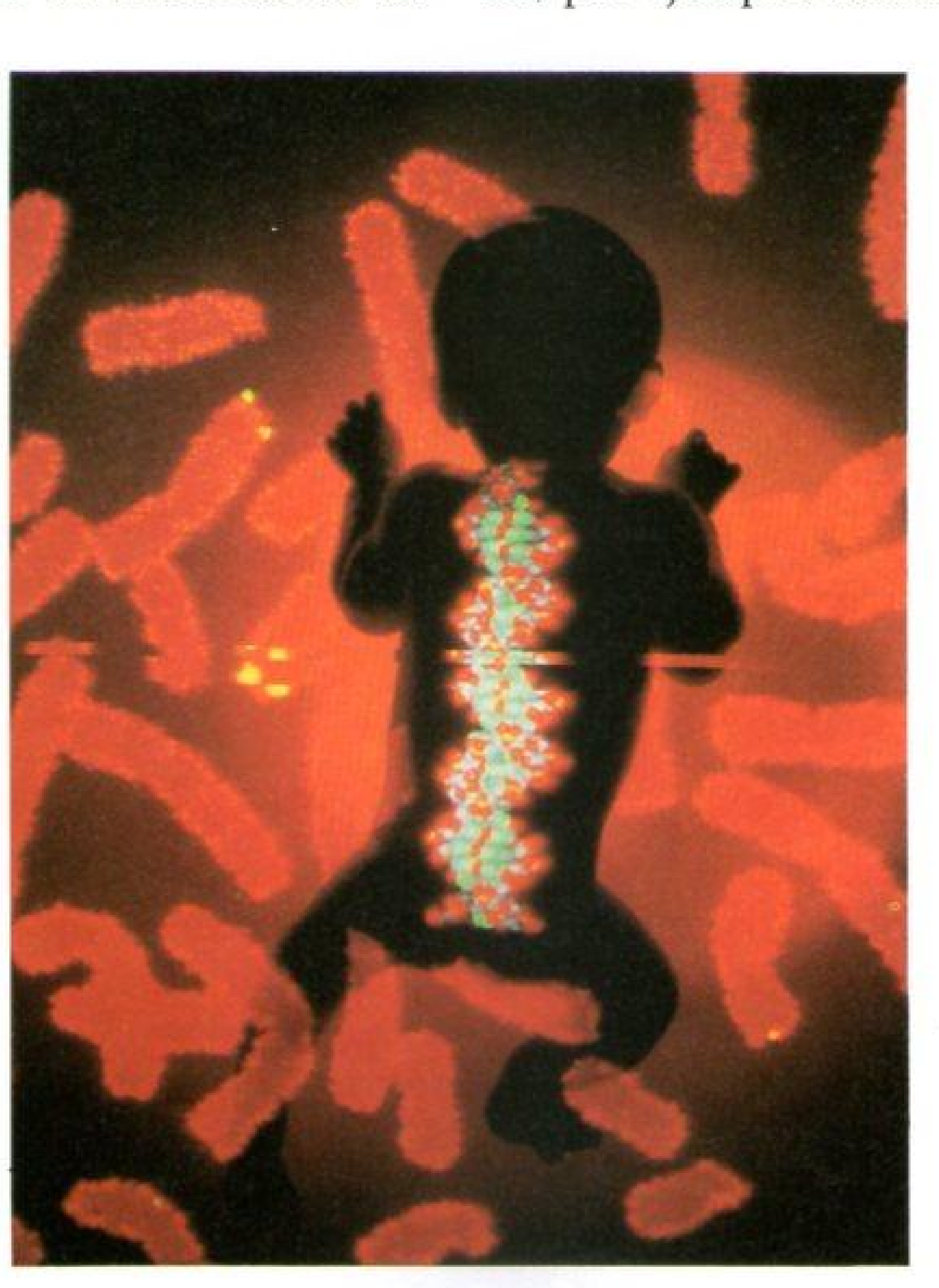
Se podría pensar que estas adaptaciones tendrían que erradicar el parasitismo, ya que los polluelos de la viuda no recibirían alimento al carecer de marcas. Pero las presiones selectivas han generado un asombroso proceso de contra-adaptación en el parásito, y los polluelos de viuda han desarrollado un conjunto similar de marcas lo bastante parecidas como para convencer a los pinzones adultos de que los alimenten. La carrera coevolutiva de armamentos sigue adelante.



NUEVAS PERSPECTIVAS

La vida cambia de manera inexorable con el paso del tiempo. La selección natural baraja constantemente las variaciones hereditarias de los seres vivos, en busca de los organismos mejor adaptados a la situación presente. La acumulación de caracteres adaptativos seleccionados conduce inevitablemente a la formación de nuevas especies.

Estas ideas fundamentales acerca de la evolución se han mantenido vigentes desde los tiempos de Darwin y Wallace (pp. 10-17) en el siglo XIX. No obstante, como sucede con todas las teorías científicas, se han revisado y perfeccionado continuamente. Durante la primera mitad del siglo XX, los avances realizados en el estudio de los mecanismos que provocan la variación y la selección —tanto a nivel genético como a nivel de poblaciones— habrían asombrado y fascinado a los pioneros de la teoría.



En la segunda mitad del siglo, dos nuevas ciencias, la biología molecular y la genética molecular, permitieron perfeccionar aún más los conceptos fundamentales acerca de la evolución. El moderno enfoque interdisciplinario de las ciencias de la vida permite contemplar muchos aspectos de la evolución desde perspectivas sorprendentes y muy esclarecedoras. Por ejemplo, los descubrimientos en el campo de la tectónica de placas han proporcionado nuevos datos acerca de la distribución de las especies en el planeta y la dinámica de la macroevolución.

Pero, sin duda, lo que más ha transformado nuestra visión global de la evolución ha sido el estudio molecular de la estructura de los genes, que ha permitido el acceso a una información genética increíblemente detallada, en forma de secuencias de bases de nucleótidos. Como consecuencia, ahora se puede desentrañar, analizar y explicar el significado del proceso evolutivo con una precisión inimaginable hace tan sólo unas décadas.

El evolucionista británico Richard Dawkins ha centrado la atención en los genes, como protagonistas absolutos del drama evolutivo. Para Dawkins, los cuerpos de los animales no son más que máquinas construidas por los genes para asegurarse su propia supervivencia y multiplicación, lo cual plantea algunas cuestiones fundamentales acerca de algunos aspectos de la evolución darwiniana aplicada a la vida en su sentido más amplio y universal.

El análisis de los genes de los virus, bacterias y organismos pluricelulares ha puesto de manifiesto que estos tipos de organismos viven en diferentes mundos evolutivos. La complejidad de la evolución de los eucariontes, por ejemplo, se atribuye en parte a la aparición de genes que controlan la diferenciación celular durante el desarrollo del embrión.

Los virus, que podrían considerarse como genes casi desnudos, se acercan más al concepto darwiniano del organismo original. Las bacterias, procariontes típicos, se han revelado como artistas del transformismo, capaces de transferirse genes unas a otras, mediante procesos que son lo más parecido a la reproducción sexual que existe entre las bacterias.

La extrema flexibilidad de ciertas partes del genoma bacteriano podría explicar algunos sorprendentes descubrimientos de la investigación moderna. Incluso se podría pensar que existe algún tipo de evolución «intencionada». Bacterias que carecen de genes que les permitan digerir un determinado nutriente parecen adquirir dichos genes cuando se las rodea del nutriente en cuestión. Y lo hacen con más rapidez que la que se lograría con mutaciones al azar. Estos descubrimientos, todavía sin explicar, parecen despertar ecos lamarckistas (pp. 11-12).

Gracias a estos descubrimientos moleculares se han podido desarrollar técnicas para modificar los genes y dirigir la evolución, al menos en el laboratorio. Al profundizar en el conocimiento de la naturaleza de la vida, los científicos no sólo han adquirido una visión global del proceso evolutivo, sino que se han visto obligados a afrontar problemas éticos que podrían decidir el futuro del planeta.



NUEVAS PERSPECTIVAS

CAMBIOS A GRAN ESCALA

La identidad de una especie no es algo fijo, sino que va cambiando de manera sutil y constante. Los individuos que la componen, agrupados en una o más poblaciones, forman parte de un fondo común de genes capaz de generar pequeñas adaptaciones en el genotipo y el fenotipo (pp. 66-67). Los expertos están de acuerdo en que estas pequeñas adaptaciones microevolutivas representan la materia prima de la evolución en su conjunto.

Pero ¿cómo tuvieron lugar los grandes cambios macroevolutivos, como la aparición de los eucariontes o la formación de un nuevo *filum?* ¿Se deben a la simple combinación de muchas adaptaciones pequeñas, o son el resultado, al menos en parte, de la acción de otros factores sobre las poblaciones, tanto en el espacio como en el tiempo?

Un importante factor que contribuyó a estos cambios macroevolutivos fue la endosimbiosis (pp. 28-29). Este proceso, en el que un procarionte pasó a residir en el interior de otro, dio lugar, casi con seguridad, a varios de los atributos fundamentales de los primeros eucariontes. Es muy probable que, por medio de la endosimbiosis, ciertas bacterias aerobias dieran origen a las mitocondrias, y ciertas células de vida libre parecidas a las algas verde-azuladas se transformaran en cloroplastos fotosintéticos. La evolución de estos orgánulos citoplásmicos constituyó un acontecimiento macroevolutivo crucial, que abrió nuevos caminos metabólicos a los eucariontes aerobios y fotosintéticos.

Varios biólogos convencidos de la importancia de la endosimbiosis, entre ellos Lynn Margulis, incluyen varias simbiosis más en su hipótesis macroevolutiva. Suponen, por ejemplo, que las células eucarióticas primitivas incorporaron también procariontes filamentosos similares a las bacterias del tipo espiroqueta, que evolucionaron hasta convertirse en los orgánulos llamados microtúbulos. Una típica célula de esta fase podría incluir en su citoplasma una célula pre-mitocondrial, una célula pre-cloroplasto y un procarionte con microtúbulos.

Los microtúbulos son partes fundamentales de las estructuras filamentosas que confieren a las células eucarióticas sus variadas y características formas. También figuran en los centriolos, que forman parte del huso que separa los juegos de cromosomas en la mitosis, y en la estructura interna de los cilios y flagelos, con los que nadan las células eucarióticas de vida libre.

Si esta historia de asociación celular es cierta, tendríamos que aceptar que un espermatozoide humano nada con un flagelo cuya estructura se deriva de una antigua célula procariótica, y cuya energía se genera en mitocondrias que descienden de otras bacterias primitivas.

Otras causas que pudieron influir en la macroevolución de los seres vivos son las limitaciones al desarrollo, que impiden la modificación de una estructura más allá de ciertos límites. Estas limitaciones parecen tener un carácter puramente fortuito.

Por ejemplo, los primeros vertebrados cuadrúpedos adoptaron definitivamente la característica extremidad con cinco dedos (pentadáctila) tras un período de experimentación —más o menos libre de restricciones— con distintos números de dedos. Casi con seguridad, una extremidad con cinco dedos no es ni más ni menos eficiente que una con seis, por lo que se puede suponer que la selección de la extremidad pentadáctila como carácter primitivo en todos los grupos de tetrápodos debió producirse por azar. Restricciones similares debieron establecer la simetría pentagonal de todos los equinodermos, y las flores con tres pétalos de todas las plantas monocotiledóneas.

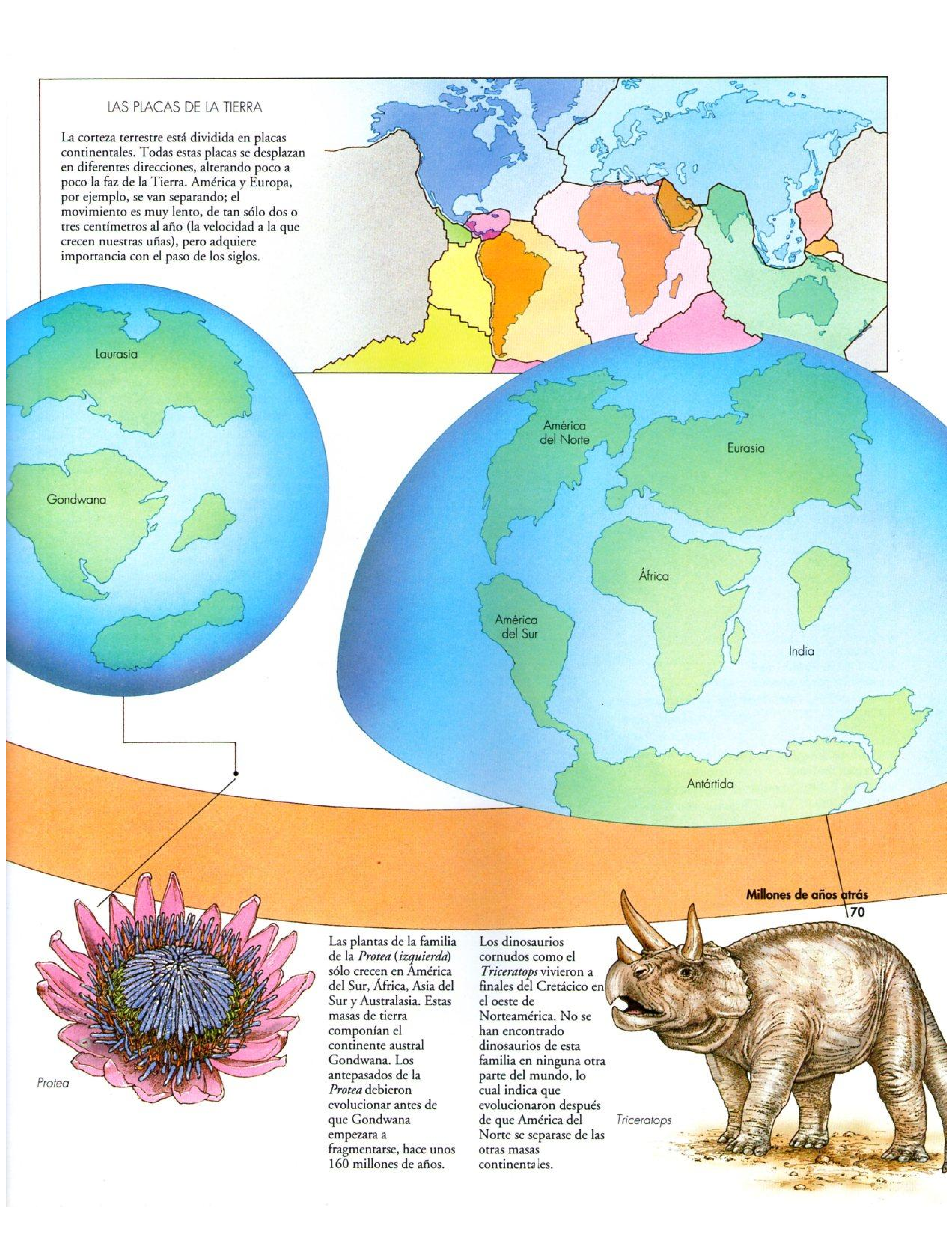
La deriva continental constituye otro posible factor que pudo contribuir a la macroevolución. Durante los últimos 400 millones de años, el lento baile de los continentes sobre la superficie del globo ha coincidido con la evolución de los animales y plantas de tierra firme. Durante todo este tiempo, las placas tectónicas que servían de

Hace unos 250 millones de años, las placas tectónicas estaban unidas en un supercontinente llamado Pangea. Toda esta gran masa de tierra estaba habitada por animales, entre los que figuraban reptiles con aspecto de mamífero, como el *Dicynodon.* La posterior fragmentación de Pangea provocó una serie de presiones macroevolutivas. Organismos terrestres que habían evolucionado en diferentes partes del supercontinente fueron trasladados a otras zonas climáticas, donde tuvieron que afrontar nuevas pautas de competición.

1.000 · 900 · 800 · 700 · 600 · 500 · 400 · 300 · 200

Pangea

Dicynodon



LAS PLACAS DE LA TIERRA

La corteza terrestre está dividida en placas continentales. Todas estas placas se desplazan en diferentes direcciones, alterando poco a poco la faz de la Tierra. América y Europa, por ejemplo, se van separando; el movimiento es muy lento, de tan sólo dos o tres centímetros al año (la velocidad a la que crecen nuestras uñas), pero adquiere importancia con el paso de los siglos.

Las plantas de la familia de la *Protea* (*izquierda*) sólo crecen en América del Sur, África, Asia del Sur y Australasia. Estas masas de tierra componían el continente austral Gondwana. Los antepasados de la *Protea* debieron evolucionar antes de que Gondwana empezara a fragmentarse, hace unos 160 millones de años.

Los dinosaurios cornudos como el *Triceratops* vivieron a finales del Cretácico en el oeste de Norteamérica. No se han encontrado dinosaurios de esta familia en ninguna otra parte del mundo, lo cual indica que evolucionaron después de que América del Norte se separase de las otras masas continentales.

escenario a este proceso se han estado separando, chocando y deslizándose unas sobre otras, alterando constantemente el escenario en el que se desarrollaba el drama de la evolución de los organismos terrestres.

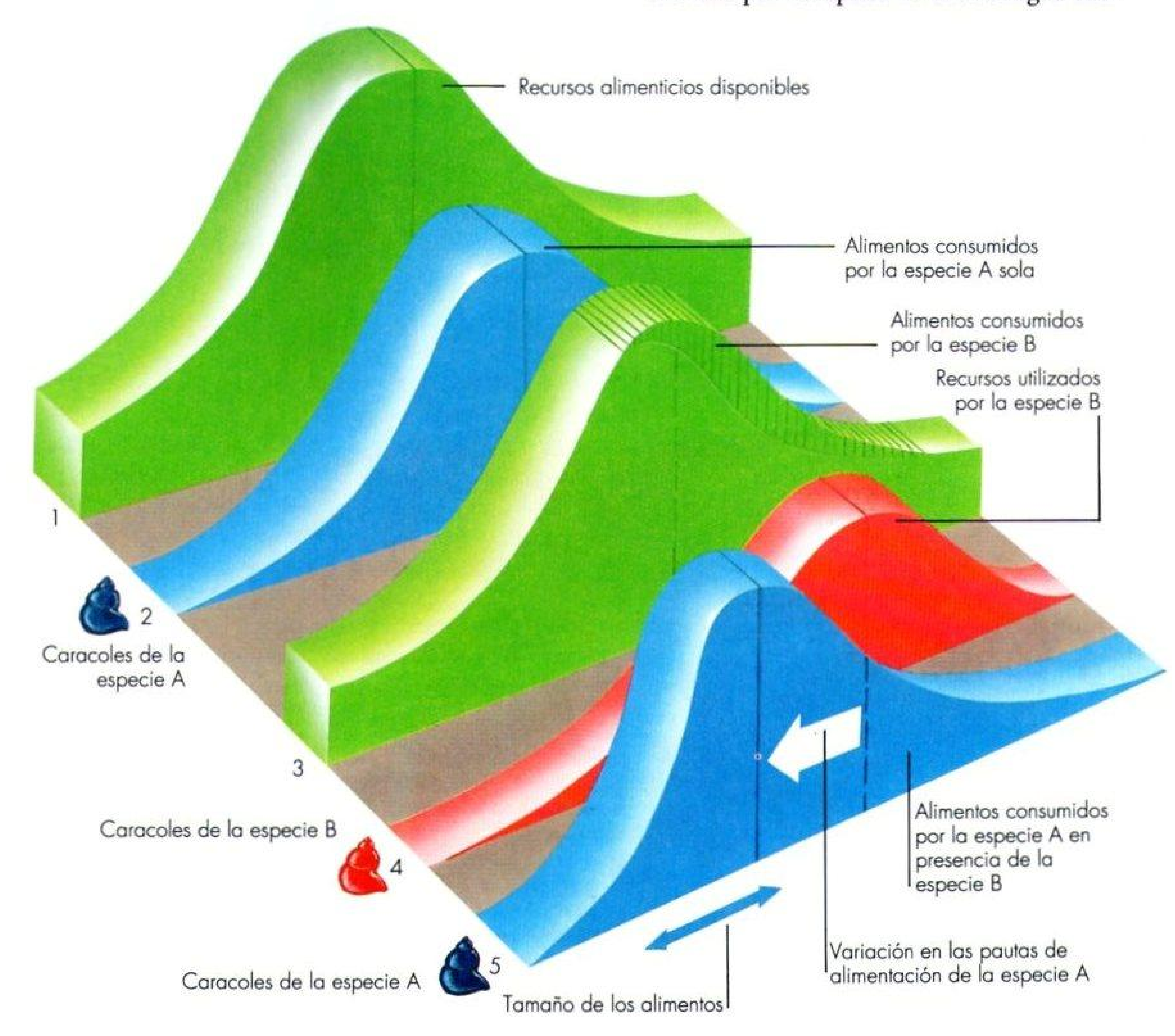
Imaginemos un tablero de ajedrez en el que la disposición de los cuadros blancos y negros cambiara constantemente. Al cambiar el tablero, ciertos movimientos que antes eran reglamentarios se convertirían en ilícitos. De manera similar, los inexorables cambios de los continentes a lo largo de 400 millones de años han permitido ciertas interacciones, han impedido otras y, en general, han dado forma a las fuerzas competitivas de la historia macroevolutiva.

Los movimientos de los continentes pueden influir en las presiones evolutivas, ya que alteran el ambiente físico. Una placa tectónica, por ejemplo, puede trasladar un continente desde una latitud tropical a una polar. Durante los últimos millones de años, la concentración de masas de tierra en las latitudes altas del hemisferio norte ha traído como consecuencia el enfriamiento de las mismas, con la consiguiente formación de grandes zonas de hielo y permafrost.

Las barreras terrestres y marinas generadas por la deriva continental han restringido los movimientos de las poblaciones, influyendo en las pautas de distribución zoogeográfica sobre la faz de la Tierra. Debido a la barrera que representaba el mar, los organismos que surgieron y se diversificaron en los primitivos continentes, como Gondwana, se vieron impedidos de colonizar otras masas de tierra. Por ejemplo, las plantas de la familia de las proteáceas continúan limitadas a los continentes que se derivaron de Gondwana, como es el caso de África. El principal efecto evolutivo de estas pautas vitales determinadas por la deriva continental se manifiesta en la competición. Las formas presentes o ausentes en una zona concreta del mundo contribuyen a definir el destino evolutivo de todos los demás organismos de la comunidad.

Un caso bien estudiado de distribución determinada por la deriva continental es el nivel evolutivo de los mamíferos indígenas de Australasia. Australia y las demás islas que se asientan sobre su misma placa tectónica poseen una extraordinaria diversidad de tipos de mamíferos, especializados y adaptados a todos los nichos posibles de tierra firme.

Esta diversidad, sin embargo, se encuadra casi por completo en una antigua sub-



La evolución no ocurre en aislamiento. Dentro de cada hábitat, lo que hace una especie afecta a las demás. El esquema ilustra el cambio evolutivo (llamado desplazamiento de carácter) en los hábitos alimentarios de dos especies próximas de caracoles de las marismas (género *Hydrobia*). Los caracoles se alimentan de detritus y algas. La curva 1 indica los recursos alimenticios existentes en la marisma, casi todos de tamaño mediano. La curva 2 indica los alimentos consumidos por la especie A cuando vive sola, sin competencia de B. Vemos que se corresponde con la curva de recursos disponibles: cuando está sola, la especie A consume preferentemente alimentos de tamaño mediano. La especie B puede vivir en el mismo hábitat, pero prefiere alimentos de mayor tamaño, como se aprecia en la porción rayada de la curva 3. La curva 4 indica el consumo general de alimentos de la especie B cuando convive con A. En respuesta al cambio competitivo en los recursos disponibles, la especie A comienza a comer alimentos más pequeños. El resultado de la competencia es un cambio en los hábitos de A. Así pues, la presencia de B ha alterado los hábitos alimentarios de A. Si A y B compartieran siempre el mismo hábitat, este desplazamiento de carácter podría quedar «fijado», como parte de la conducta de A controlada por sus genes, y se transmitiría de una generación a otra.

MADAGASCAR

Muchas de las familias de mamíferos que viven en la isla de Madagascar, frente a la costa oriental de África, son endémicas (no existen en ninguna otra parte), y debieron ser los primeros representantes del grupo al que pertenecen. Los primates, tan diversos en África continental, sólo están representados en Madagascar por los lemures *(a la derecha,* un lemur de cola anillada). Los únicos mamíferos insectívoros de la isla son los tenrécidos, también exclusivos de Madagascar.
Durante mucho tiempo se creyó que estos antiguos grupos endémicos vivían ya en la isla cuando ésta se separó de Africa. La posterior colonización por grupos más avanzados resultó imposible, y los animales endémicos evolucionaron, diversificándose en muchas especies.
Sin embargo, las evidencias más recientes revelan que la historia no es tan simple. Ahora se cree que Madagascar se desgajó de África hace unos 170 millones de años, cuando aún no existían mamíferos placentarios como los primates y los insectívoros. Lo más probable es que, después de la separación, los antepasados de las especies endémicas lograran llegar de algún modo desde África, saltando de isla en isla o transportados por las corrientes. Después de eso, los cambios en la dirección de las corrientes o la desaparición de las islas intermedias impidieron que los grupos de posterior aparición colonizaran Madagascar.



división de los mamíferos: los marsupiales. Este grupo de mamíferos con bolsa, al que pertenecen los canguros y cuyas crías no se desarrollan en un útero con placenta, fue una de las primeras ramas de la evolución de los mamíferos. Junto con los monotremas ovíparos, como el ornitorrinco, compitieron con los primeros mamíferos placentarios, aunque éstos dominan en la actualidad los ecosistemas terrestres de todo el mundo, con excepción de Australia.

Cuando Gondwana se dividió en fragmentos continentales, el que incluía Australia debió separarse de los demás antes de que los primeros mamíferos placentarios aparecieran en escena. Parece que aparecieron en Asia y poco a poco fueron colonizando el resto del planeta, eliminando en el proceso —seguramente por superarlos en la competición— a casi todas las especies de monotremas y marsupiales que en un principio coexistían con ellos. Dejando aparte Australia, sólo sobreviven unas pocas especies en América.

Los mamíferos placentarios no aparecen en el registro fósil de Australasia, y las únicas especies que viven allí —aparte de algunos murciélagos y roedores que llegaron en tiempos recientes— son las que el hombre ha importado. Los dingos llegaron hace unos 8.000 años (llevados desde Asia por aborígenes), y las ovejas, vacas y conejos son importaciones más recientes.

Como vemos, una pauta concreta de movimientos continentales en el espacio y en el tiempo ha ejercido un profundo efecto en la fauna de Australasia, generando condiciones en las que los marsupiales pudieron prosperar y adaptarse durante un larguísimo período, sin tener que competir con los placentarios. Ciertos fósiles descubiertos en Australia en fecha muy reciente —dientes que podrían haber pertenecido a un mamífero placentario— plantean la posibilidad de que los placentarios hubieran coexistido allí con los marsupiales durante un breve período. De ser así, los marsupiales salieron victoriosos de la competición.

La competencia entre organismos similares —mamífero contra mamífero, caracol contra caracol, hierba contra hierba— también puede dar lugar a cambios macroevolutivos. Cuando las especies se enfrentan en el mismo hábitat, dicha competencia puede resolverse con lo que se llama un desplazamiento de carácter: las especies adaptan sus características a nichos ligeramente diferentes, con lo que dejan de competir y se adaptan cada vez mejor al hábitat que comparten.

Las relaciones planta-herbívoro, depredador-presa y parásito-huésped pueden tener efectos coevolutivos similares (pp. 158-67). Por ejemplo, un ave que practique el parasitismo de cría y la especie huésped que cuida de sus polluelos emprenden una «carrera de armamentos» en constante escalada, que determina la evolución de ambas especies. Es un ejemplo fascinante del modo en que una especie puede llegar a formar parte del entorno adaptativo de otra. La influencia de la primera especie sobre el destino macroevolutivo de la segunda puede ser tan fuerte como la de un cambio climático.

NUEVAS PERSPECTIVAS

ARQUEOLOGÍA DE LOS GENES

El descubrimiento de la estructura del ADN y el desciframiento del código genético abrieron las puertas a la interpretación de los mensajes contenidos en los genes de todos los seres vivos. Así como la piedra Rosetta permitió interpretar los antiguos jeroglíficos egipcios, las técnicas de los biólogos moleculares permiten leer, analizar y comparar el ADN de distintos organismos y así desentrañar las relaciones evolutivas entre unas especies y otras.

El primer paso en la comparación del ADN de los seres vivos consiste en seleccionar una proteína que posean casi todos los organismos. Lo más probable es que dicha proteína común fuera una de las primeras que evolucionaron, en los remotos tiempos en los que apareció el antepasado común de todos los organismos que se quieren comparar. Por ejemplo, todos los organismos aerobios utilizan enzimas llamadas citocromo-oxidasas para sintetizar moléculas de ATP de alta energía. Estas enzimas son proteínas primigenias, que se encuentran en todas las bacterias aerobias, los hongos, los protozoos, los invertebrados, los vertebrados y las plantas.

La secuencia de bases del gen que codifica cada una de estas enzimas ha ido cambiando poco a poco durante cientos de millones de años. Comparando la secuencia de bases del mismo gen en dos especies diferentes, A y B, se puede deducir el tiempo transcurrido desde que ambas evolucionaron a partir de un antepasado común.

En este sentido, el gen se convierte en un reloj molecular que se puso en marcha cuando A y B se diferenciaron de su antepasado común. Si las secuencias de bases son casi las mismas en ambos genes, se puede deducir que ha transcurrido poco tiempo; si existen muchas diferencias, es que ha transcurrido mucho tiempo. Cuanto mayores sean las diferencias, mayor será el tiempo transcurrido. El esquema de la derecha muestra una comparación de las secuencias de bases en los genes que codifican la enzima citocromo C oxidasa en diversos organismos.

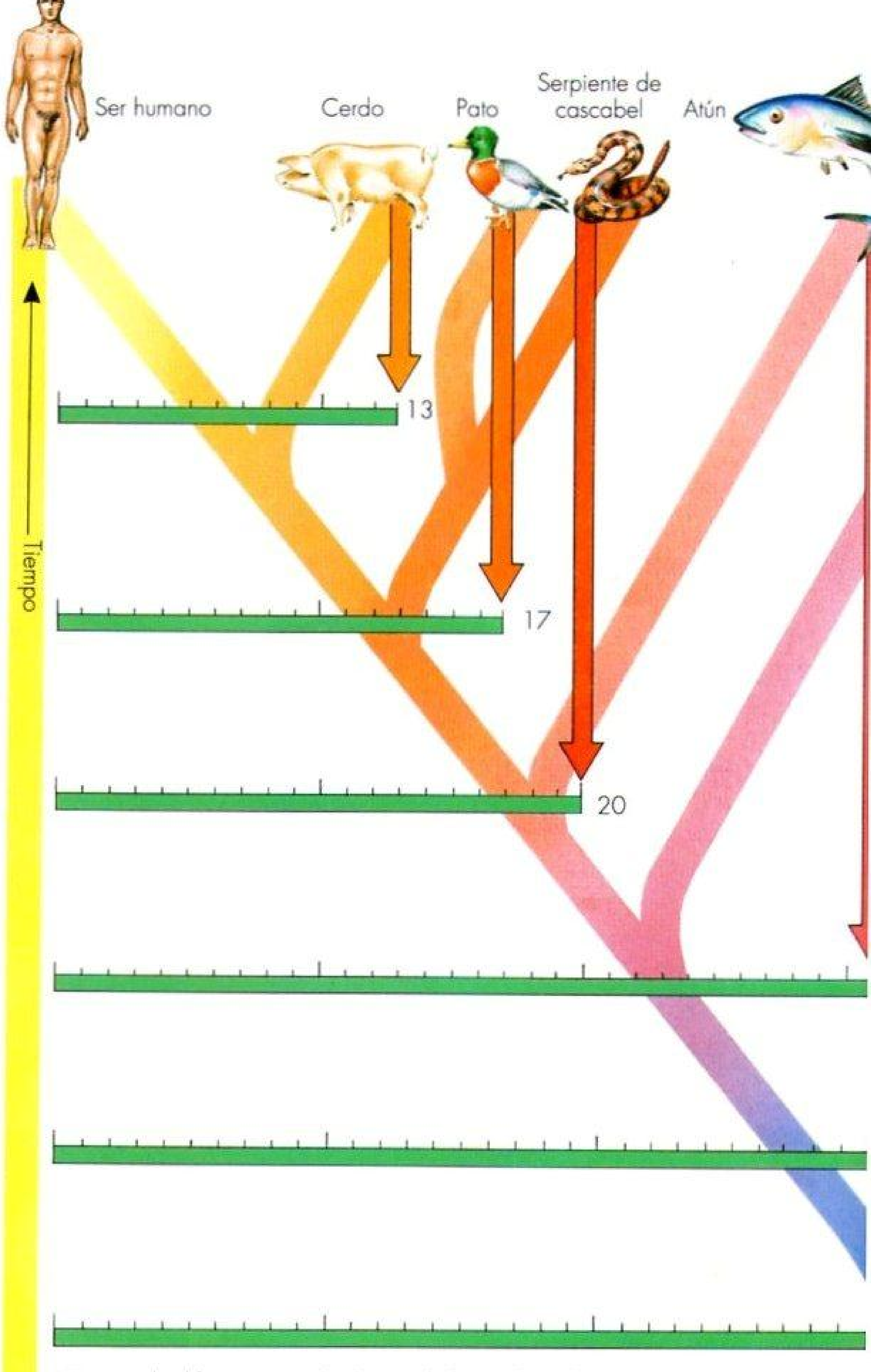
Las secuencias de bases de diferentes genes —y las diferentes partes de un mismo gen— mutan con distinta frecuencia. Es como si cada reloj génico funcionara a un ritmo particular. Esto significa que es preciso efectuar muchas comparaciones de genes para poder sacar conclusiones fidedignas acerca de las pautas evolutivas. El conocimiento de estas pautas permite elaborar árboles genealógicos de las especies estudiadas (pp. 176-77).

Con esta técnica se han logrado importantes avances. Por ejemplo, las comparaciones entre los ARN ribosómicos de diferentes procariontes han revelado una división hasta ahora insospechada: los procariontes, que antes se consideraban como un grupo único, forman en realidad dos reinos distintos, las eubacterias y las arquibacterias (pp. 56-57), que se separaron hace muchísimo tiempo.

A partir de los años setenta, los científicos han ido descubriendo, cada vez con más frecuencia, vestigios de material genético en los fósiles, lo que permite comparar el ADN fósil del ADN vivo. Estas comparaciones resultaron posibles gracias a una técnica para amplificar minúsculas cantidades de ADN. La técnica RCP (reacción en cadena de la polimerasa) convierte los vestigios de ADN fósil en cantidades lo suficientemente grandes para permitir la identificación de sus secuencias de bases. De este modo ha nacido la arqueología de los genes.

Al principio, los científicos se centraron en material que no llevara mucho tiempo muerto. Así se pudo leer el ADN humano

Las levaduras, los insectos y los seres humanos poseen una enzima llamada citocromo C oxidasa, pero los genes que codifican su producción no son idénticos. La comparación de las diferencias en las secuencias de bases del gen que codifica esta enzima puede revelar mucha información acerca de las relaciones evolutivas. Las cifras indican las diferencias de la secuencia de bases humana con las de otros organismos. La diferencia apreciada se ajusta al grado de parentesco deducido por observaciones como la comparación de la estructura del cuerpo. La secuencia de bases del gen humano es más parecida a la del cerdo (ambos son mamíferos) que a la del atún (también vertebrado, pero no mamífero). Estos estudios de comparación genética directa tienden a confirmar los linajes evolutivos elaborados a partir de evidencias indirectas.



de momias egipcias con varios miles de años de antigüedad, y el de mamuts congelados hace 40.000 años. A continuación, los arqueólogos genéticos dieron un nuevo paso, al examinar, por ejemplo, el ADN de insectos fosilizados en ámbar hace 25 y hasta 40 millones de años.

El ADN de algunos magnolios de hace 20 millones de años quedó conservado en hojas atrapadas en sedimentos fríos y sin oxígeno, en el fondo de un pantano de Idaho, EE.UU. La técnica RCP ha permitido a los investigadores identificar fragmentos de un gen denominado *rbcL*, que interviene en la fotosíntesis, La comparación de su secuencia de bases con la de los actuales magnolios ha revelado que, de un total de 820 bases, sólo 17 han variado en 20 millones de años. Así es como un gen que codificaba un proteína encargada de captar la luz en un pantano de Idaho hace 20 millones de años ha acabado en una mesa de laboratorio de California. Como si fuera una bola de cristal mágica, este antiguo gen ha ayudado a conocer la historia evolutiva de un grupo de plantas con flores.

Polilla

Levadura

36

66

LA RESURRECCIÓN DEL CUAGA

El último ejemplar de cuaga, cazado hasta el exterminio en las llanuras surafricanas, murió en 1883. Era un animal parecido a una cebra, con pelaje pardo y rayas sólo en los cuartos traseros. Pero el cuaga podría resucitar. El ADN de las pieles conservadas ha demostrado que el cuaga era una subespecie de la cebra, y no una especie distinta como antes se creía. Ahora se cree que sus genes sobreviven en la población de cebras, y que mediante cría selectiva de ejemplares parduscos y poco rayados se podrían engendrar animales muy similares al cuaga.

LA CONTROVERSIA DE EVA

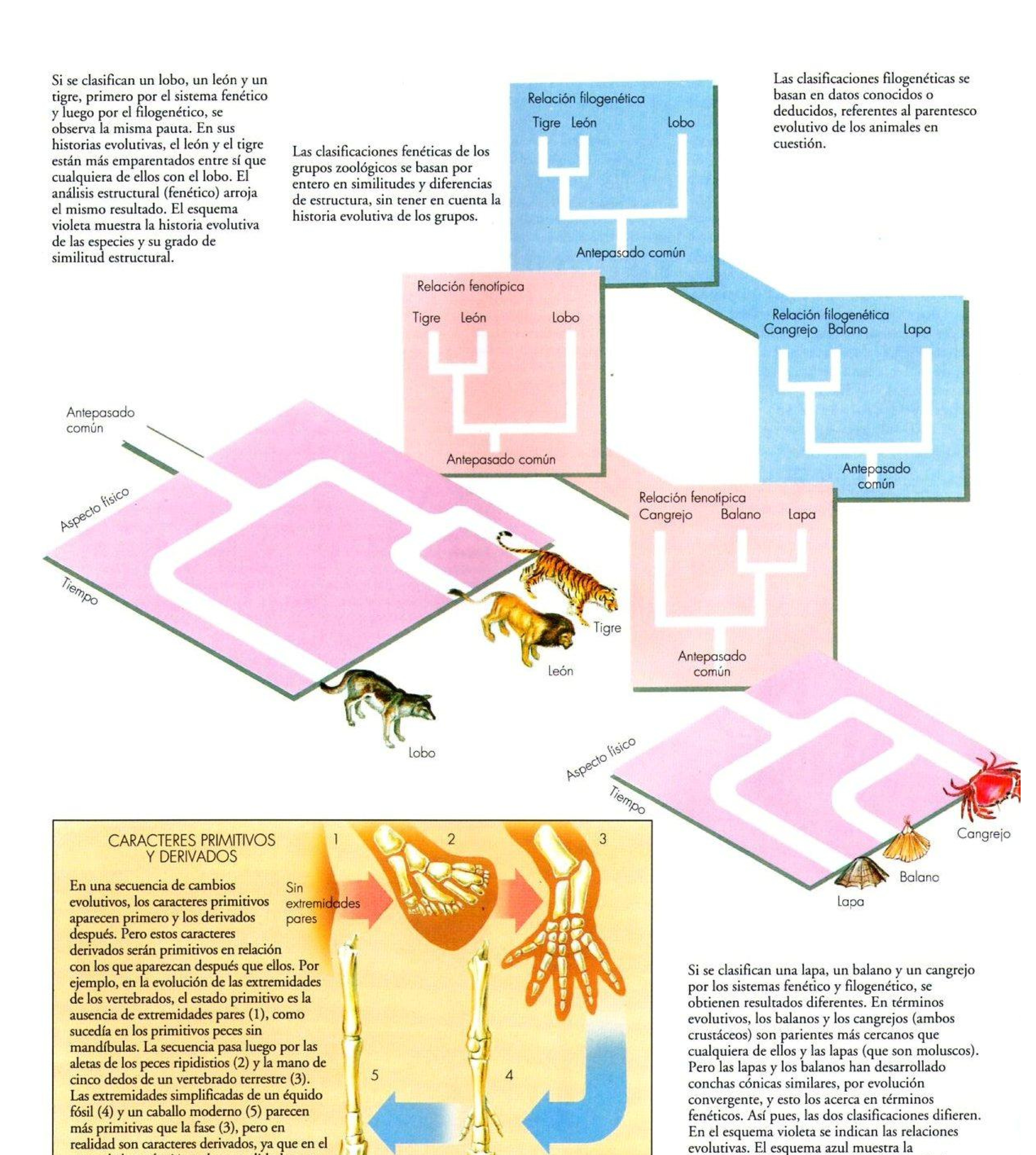
En 1987, la publicación de un análisis del ADN mitocondrial de personas procedentes de diferentes partes del mundo originó la llamada «hipótesis de Eva». Las comparaciones por ordenador de las secuencias de bases de estos materiales genéticos parecían indicar que existe una diferencia significativa entre las muestras de africanos de raza negra y las de nativos de Europa, Asia y Australasia. Esto se interpretó como una evidencia de que el *Homo sapiens* moderno evolucionó a partir de antiguas formas africanas de la especie, y que un pequeño grupo de estos nuevos seres humanos emigró de África. A continuación, sus descendientes se diversificaron en nuevos tipos raciales a medida que se expandían por diferentes hábitats. Se cree que la «huida de África» tuvo lugar hace entre 100.000 y 200.000 años. Aunque muchos científicos siguen creyendo que la especie humana se originó en África, existen dudas acerca del análisis que dio pie a la hipótesis de Eva. Ciertos trabajos más recientes hacen pensar que los datos del ADN mitocondrial original se podrían utilizar para deducir varias secuencias evolutivas, no todas las cuales indicarían la existencia de un pequeño grupo fundador de origen africano.



Si se clasifican un lobo, un león y un tigre, primero por el sistema fenético y luego por el filogenético, se observa la misma pauta. En sus historias evolutivas, el león y el tigre están más emparentados entre sí que cualquiera de ellos con el lobo. El análisis estructural (fenético) arroja el mismo resultado. El esquema violeta muestra la historia evolutiva de las especies y su grado de similitud estructural.

Las clasificaciones fenéticas de los grupos zoológicos se basan por entero en similitudes y diferencias de estructura, sin tener en cuenta la historia evolutiva de los grupos.

Las clasificaciones filogenéticas se basan en datos conocidos o deducidos, referentes al parentesco evolutivo de los animales en cuestión.



CARACTERES PRIMITIVOS Y DERIVADOS

En una secuencia de cambios evolutivos, los caracteres primitivos aparecen primero y los derivados después. Pero estos caracteres derivados serán primitivos en relación con los que aparezcan después que ellos. Por ejemplo, en la evolución de las extremidades de los vertebrados, el estado primitivo es la ausencia de extremidades pares (1), como sucedía en los primitivos peces sin mandíbulas. La secuencia pasa luego por las aletas de los peces ripidistios (2) y la mano de cinco dedos de un vertebrado terrestre (3). Las extremidades simplificadas de un équido fósil (4) y un caballo moderno (5) parecen más primitivas que la fase (3), pero en realidad son caracteres derivados, ya que en el curso de la evolución se han perdido huesos.

Si se clasifican una lapa, un balano y un cangrejo por los sistemas fenético y filogenético, se obtienen resultados diferentes. En términos evolutivos, los balanos y los cangrejos (ambos crustáceos) son parientes más cercanos que cualquiera de ellos y las lapas (que son moluscos). Pero las lapas y los balanos han desarrollado conchas cónicas similares, por evolución convergente, y esto los acerca en términos fenéticos. Así pues, las dos clasificaciones difieren. En el esquema violeta se indican las relaciones evolutivas. El esquema azul muestra la clasificación filogenética, y el rosa el grado de similitud estructural.

El afán de clasificar los seres vivos es un rasgo común de científicos y no científicos. Todo el mundo acepta sin demasiado esfuerzo que, a pesar de sus evidentes diferencias, las águilas, los avestruces y los colibríes son aves. Sin embargo, los principales grupos —o taxones— de seres vivos no constituyen únicamente un sistema práctico para organizar los millones de especies que existen en la Tierra; la clasificación de los seres vivos y la organización de los grupos en una jerarquía interconectada se puede considerar como un esquema simplificado del proceso mismo de la evolución.

Los taxonomistas modernos se esfuerzan constantemente por elaborar un sistema de clasificación que sea significativo y no arbitrario. ¿Por qué el *filum* moluscos, por ejemplo, parece más «real» y menos arbitrario que un grupo formado por todos los animales con el cuerpo rojo? Porque los caracoles, babosas, calamares, bivalvos y otros grupos de moluscos comparten una historia evolutiva común.

Para que un sistema de clasificación resulte útil, debe estar formado por una jerarquía en la que cada grupo pueda incluirse completo en otros grupos de orden superior, sin superposiciones ni solapamientos. La especie humana, por ejemplo, pertenece al género *Homo*, que a su vez pertenece al orden primates, incluido en la clase mamíferos, y así sucesivamente.

Los sistemas de clasificación predominantes son el fenético y el filogenético. En el primero, cada grupo de la jerarquía está determinado exclusivamente por similitudes de estructura. En el segundo, los grupos se construyen basándose en su historia evolutiva.

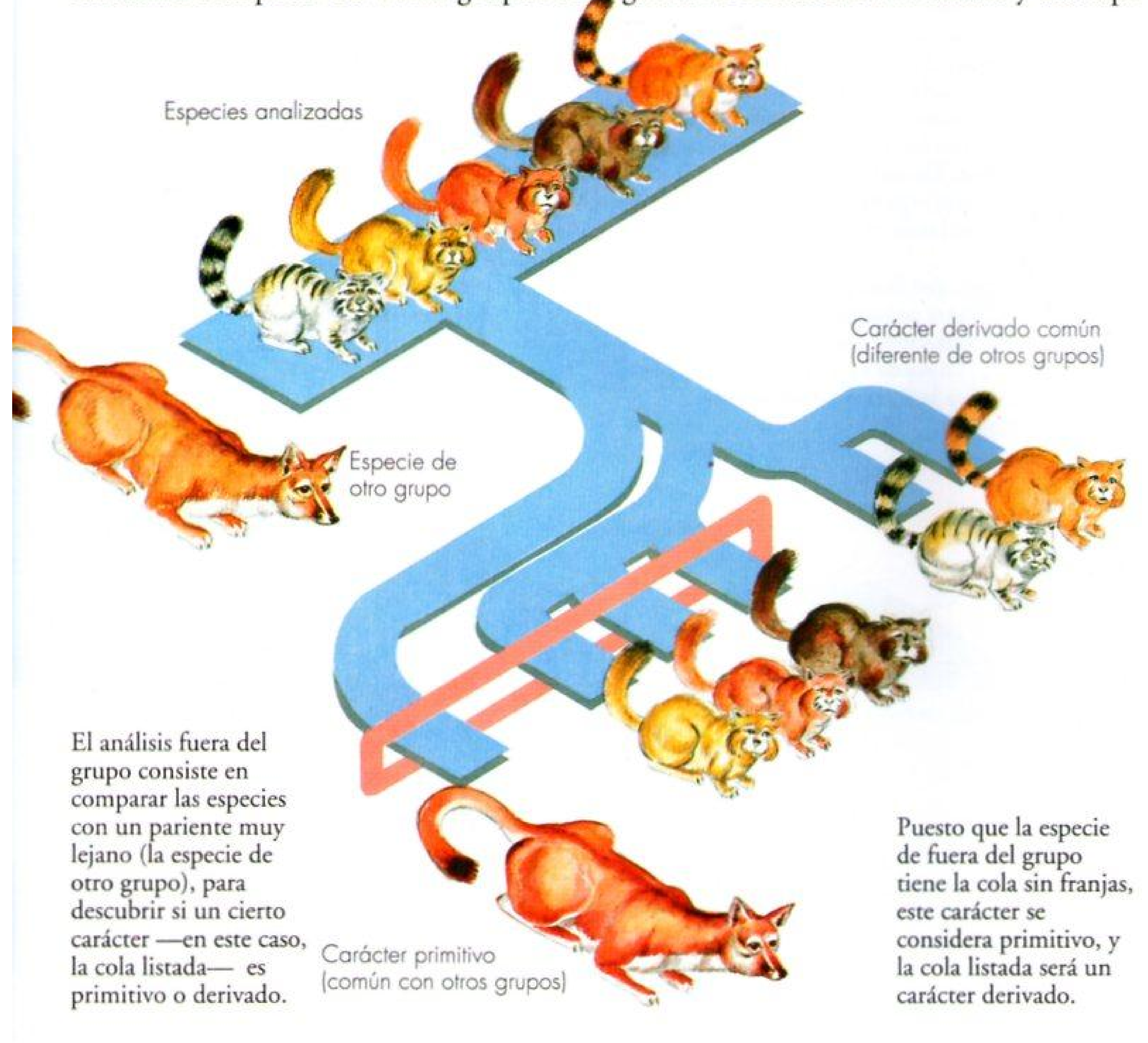
En los esquemas de la izquierda se muestran los resultados de clasificar distintos tríos de especies según estos dos sistemas. En el caso del león, el tigre y el lobo, los resultados son los mismos, pero en otros —por ejemplo, si se ha dado una evolución convergente— pueden diferir. La convergencia tiene lugar cuando miembros de grupos filogenéticamente distantes adoptan fenotipos similares en respuesta a presiones selectivas similares. Un tiburón y un delfín, por ejemplo, han desarrollado cuerpos fusiformes e hidrodinámicos muy parecidos, a pesar de que uno es un pez y el otro un mamífero. De manera similar, la convergencia de forma entre un balano y una lapa (ver esquema) enmascara la distancia filogenética que los separa.

Muchos partidarios del sistema fenético recurren a la taxonomía numérica para organizar sus jerarquías. A base de considerar un número suficiente de caracteres, pretenden apreciar un grado estadístico de similitud o diferencia entre especies. De este modo, las agrupaciones de especies «próximas» deberían casi formarse por sí solas. Lo malo es que no existe un modo no arbitrario de medir las similitudes, por lo cual esta técnica es en sí misma arbitraria.

La mayoría de los taxonomistas utiliza el sistema filogenético cladístico, elaborado en los años cincuenta por el entomólogo alemán Willi Hennig. La cladística define los taxones en función de los antepasados comunes recientes de las especies. Si una especie posee un registro fósil detallado, se podrá establecer con bastante precisión su historia cladística, que viene a ser como su árbol genealógico. Si no existen fósiles en los que apoyarse, los taxonomistas tendrán que emplear métodos menos directos, como el concepto de caracteres primitivos y derivados *(ver recuadro)*. Las características de una especie se van alterando con el paso del tiempo, debido al proceso de mutación y selección. Los que proceden de las fases más antiguas se llaman caracteres primitivos; los que aparecieron en una fase posterior se llaman derivados.

El principio central del sistema de Hennig sostiene que «la presencia de caracteres derivados comunes indica la existencia de antepasados comunes; no ocurre lo mismo con los caracteres primitivos comunes». Ninguna clasificación actual se basa en un único carácter derivado común. En la práctica, para establecer una clasificación fiable es preciso que toda una serie de comparaciones, incluyendo la comparación fuera del grupo *(ver esquema)*, apunte a la misma conclusión.

La inmensa mayoría de los taxonomistas utiliza un tipo de sistema filogenético basado en el principio del cambio evolutivo. Dicho sistema presupone que la evolución constituye el criterio definitivo de la clasificación «natural». Cuando se conoce la ascendencia completa de un grupo de especies se puede clasificar dicho grupo. Lejos de ser un conjunto de etiquetas polvorientas para organizar los ejemplares de un museo, este sistema de clasificación refleja el pasado evolutivo de los organismos y grupos que se propone describir.



El análisis fuera del grupo consiste en comparar las especies con un pariente muy lejano (la especie de otro grupo), para descubrir si un cierto carácter —en este caso, la cola listada— es primitivo o derivado.

Puesto que la especie de fuera del grupo tiene la cola sin franjas, este carácter se considera primitivo, y la cola listada será un carácter derivado.

EL RITMO DE LA EVOLUCIÓN

El registro fósil ofrece una enorme cantidad de información acerca de la evolución de las especies y la historia de la vida sobre la Tierra. Pero como los fósiles son meros vestigios de los organismos a los que pertenecieron, y dado que, por desgracia, el registro fósil presenta considerables lagunas, las teorías acerca de la especiación y el ritmo de la evolución están plagadas de incertidumbres.

Una nueva teoría acerca de los cambios macroevolutivos, propuesta en 1972 por Niles Eldredge y Stephen J. Gould, obligó a los científicos a reconsiderar sus interpretaciones del registro fósil. Los dos paleontólogos norteamericanos cuestionaron la teoría ortodoxa, que afirma que todos los cambios evolutivos son graduales, aduciendo que el ritmo predominante en la evolución es un «equilibrio puntuado».

Estudiando de nuevo secuencias de fósiles descritas con anterioridad, Eldredge y Gould encontraron muchos ejemplos de especies cuya estructura corporal no parecía haber cambiado durante larguísimos períodos de tiempo. Esto constituye la parte estática o «de equilibrio» de su modelo. También observaron que, en algunas ocasiones, ciertas especies eran sustituidas por nuevas formas de manera brusca y casi instantánea. Esta sustitución de especies representa la «puntuación» de su modelo teórico. A partir de la sustitución, la nueva forma inicia un período de estabilidad.

La principal inferencia de este modelo es que, por lo general, los cambios evolutivos no son el resultado de mutaciones lentas y gradualmente adaptativas, como proponía el modelo ortodoxo, sino que se deben predominantemente a la aparición repentina de nuevas especies, tras largos períodos de inactividad o estabilidad evolutiva.

Por si fuera poco, ciertas evidencias obtenidas del registro fósil parecían contradecir el modelo evolutivo basado en las mutaciones genéticas. Eldredge y Gould alegaron que casi ninguna de las pautas de la evolución a gran escala se puede explicar convincentemente por la acumulación de cambios como los que se advierten en las poblaciones vivas (pp. 74-75).

En otras palabras, ponían en tela de juicio la creencia generalmente aceptada en que los cambios macroevolutivos se producen por acumulación de cambios microevolutivos.

Un estudio que parece apoyar el modelo puntuacionista se llevó a cabo con los caracoles y bivalvos de la cuenca del lago Turkana, en África oriental, que presentan un registro fósil aparentemente continuo. Los fósiles encontrados representan la historia evolutiva de varias especies de moluscos lacustres durante los últimos cuatro millones y medio de años. En esta secuencia se aprecian largos períodos de equilibrio, durante los cuales ni los caracoles ni los bivalvos parecen haber experimentado cambios.

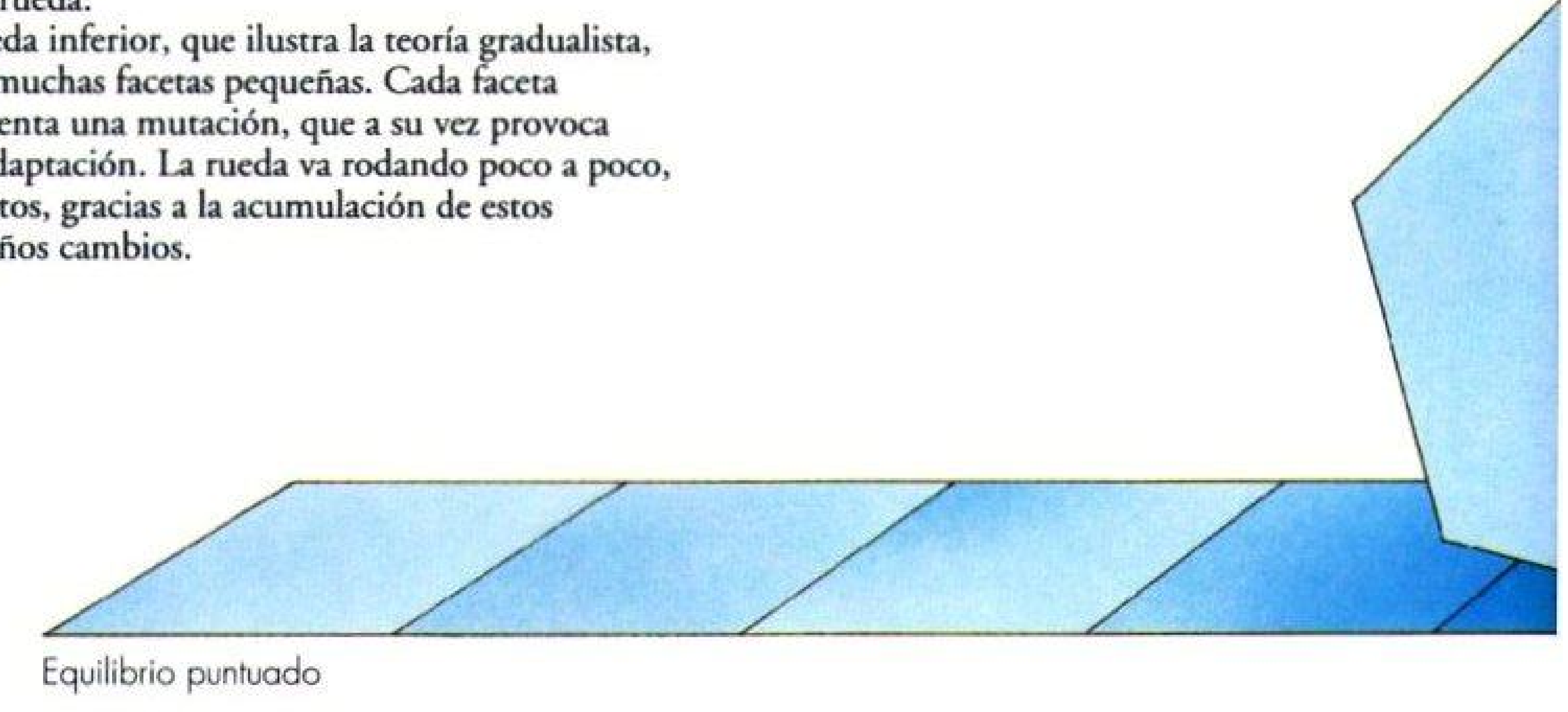
Pero en dos momentos claves de la secuencia parece que algo trascendental ocurrió en la comunidad ahora fosilizada. Casi todas las especies existentes fueron bruscamente sustituidas por otras especies del mismo tipo básico. Al parecer, las especies se alteraron todas a la vez, transformándose en especies diferentes. Toda la dinámica del cambio evolutivo parece haberse concentrado en bruscos estallidos de creación, en lugar de repartirse a lo largo del tiempo. En otras palabras, estos datos parecen indicar que el ritmo de la evolución no es nada constante, pudiendo variar desde un grado casi imperceptible a uno tan rápido que en el registro fósil parece instantáneo.

Sin embargo, otros registros fósiles igualmente continuos se prestan a una interpretación diferente. Tal es el caso de la historia fósil, increíblemente detallada, de un protozoo microscópico perteneciente al grupo de los foraminíferos, organismos unicelulares con caparazón que flotan en el plancton. Cuando mueren, sus caparazones calcáreos se hunden hasta el fondo del mar, convirtiéndose en un importante componente de ciertas rocas sedimentarias marinas.

La secuencia fósil de estos foraminíferos abarca desde hace poco más de 10 millones de años hasta la época actual. Durante los primeros cuatro millones y medio de años, los caparazones variaron ligeramente de forma y grosor, pero sin ninguna tendencia direccional aparente. Era como si se produ-

Existen dos teorías acerca del ritmo de la evolución. La primera sostiene que la evolución es gradual, una lenta y constante progresión de pequeños cambios. La segunda contempla largos períodos de inactividad evolutiva, entre los que se intercalan explosiones de cambios rápidos. Los esquemas muestran las diferencias esenciales entre los dos conceptos. En cada uno, la progresión del cambio evolutivo se representa como una rueda, y la huella que va dejando es la historia evolutiva de dicha rueda.
La rueda inferior, que ilustra la teoría gradualista, tiene muchas facetas pequeñas. Cada faceta representa una mutación, que a su vez provoca una adaptación. La rueda va rodando poco a poco, sin saltos, gracias a la acumulación de estos pequeños cambios.

La rueda superior tiene pocas facetas, y más grandes. Al rodar, se queda detenida durante un largo período sobre cada faceta (el período estático o de equilibrio). Luego, la rueda gira bruscamente y queda apoyada sobre la siguiente faceta. Esto representa una «puntuación», un cambio rápido de una especie a otra, con numerosas diferencias entre ambas.



Equilibrio puntuado



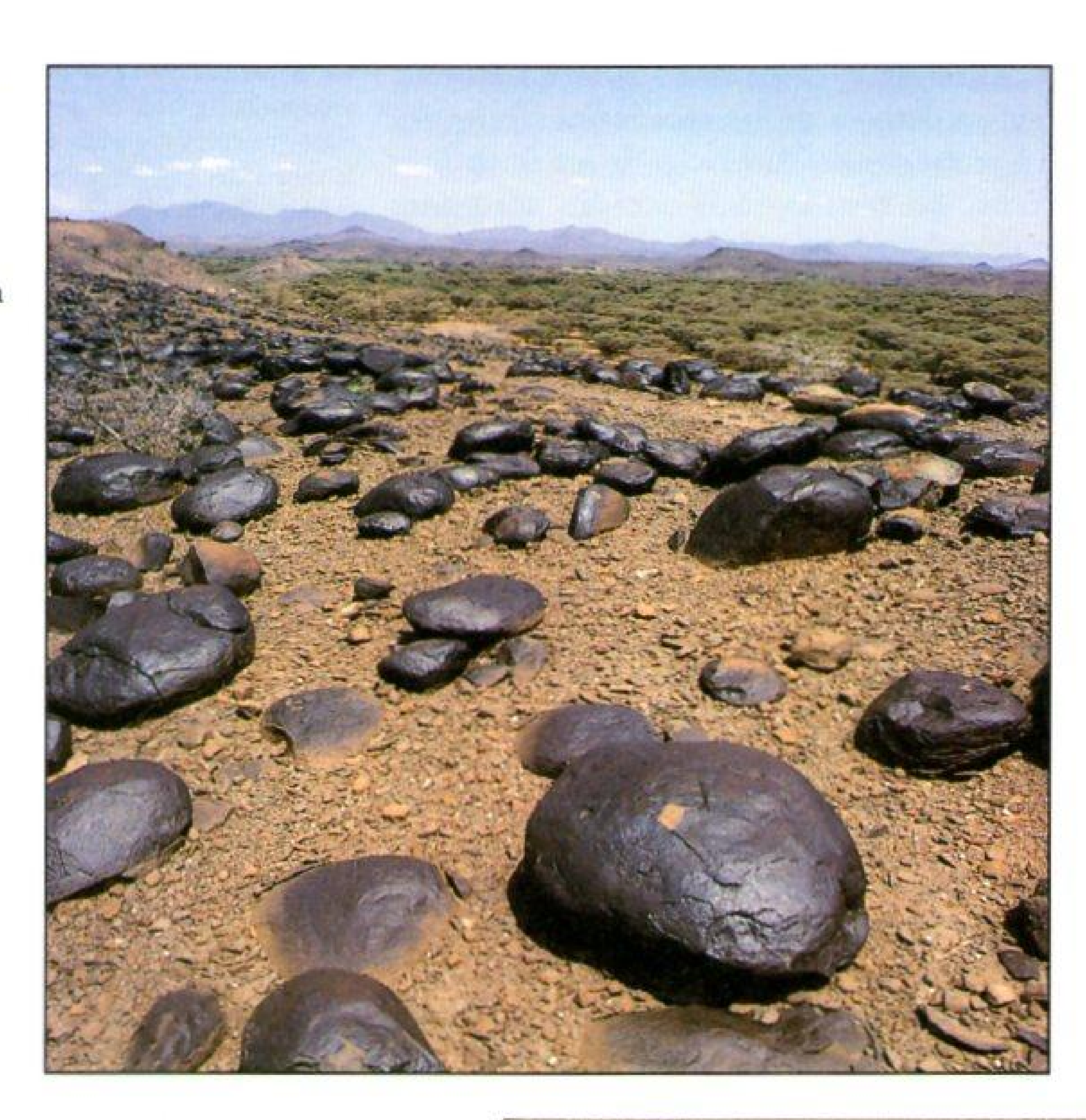
Evolución gradual

jeran lentos cambios microevolutivos en una sola especie. Pero hacia la mitad del período estudiado, hace cinco millones y medio de años, la forma de los caparazones empezó a cambiar de manera clara. Siendo al principio pequeños y finos, se fueron haciendo cada vez más grandes y gruesos.

En un período de unos 500.000 años se formó una nueva especie, que ha mantenido prácticamente la misma forma hasta la actualidad.

Este ejemplo (y existen otros muchos) basta para demostrar que el modelo de equilibrio puntuado no siempre se ve confirmado por el registro fósil. La secuencia fósil de los foraminíferos se ajusta a la pauta que podría esperarse de una especie que se fuera adaptando poco a poco, a lo largo de medio millón de años, a un cambio producido en su ambiente, convirtiéndose en un organismo lo bastante diferente como para poderlo considerar una especie nueva.

Los montículos de lava que salpican el paisaje de la región del lago Turkana, en Kenia, Africa oriental, dan testimonio del largo historial volcánico de la zona. Los fósiles embutidos en las capas de roca sedimentaria volcánica han proporcionado importantes datos en favor de la teoría evolutiva del equilibrio puntuado.



Los fósiles encontrados en la región del lago Turkana (*ver arriba*) parecen indicar que los cambios evolutivos siguieron una pauta puntuada. De los muchos moluscos fosilizados en estas rocas se han representado las historias evolutivas de dos: un caracol del género *Melanoides* y un bivalvo. Todo parece indicar que en un período de 4,5 millones de años hubo dos momentos principales de sustitución de unas especies por otras, y que todas las especies cambiaron al mismo tiempo, como si se hubieran sincronizado los períodos de puntuación de todas las especies de moluscos de la zona.

EL RITMO DE LA EVOLUCIÓN / 2

Ante las conclusiones contradictorias que se derivan de las secuencias fósiles de los moluscos de Turkana y de los foraminíferos, no resulta fácil decidir, sólo con interpretaciones paleontológicas, cuál de los dos modelos, el gradual o el de equilibrio puntuado, es el correcto. ¿Existe tal vez un vacío insalvable entre las secuencias fósiles que manifiestan un equilibrio puntuado y las que demuestran sin lugar a dudas que las poblaciones cambian gradualmente con el tiempo?

Un examen concienzudo de los moluscos del lago Turkana revela que la evidencia del equilibrio puntuado no es tan sólida como se pensó en un principio. El largo período de equilibrio, durante el cual unas diez especies de gasterópodos y bivalvos apenas presentan señales de cambios estructurales, podría explicarse perfectamente sin recurrir a teorías heterodoxas. Si las condiciones ambientales se mantienen constantes, una variedad particular de una especie puede quedar estabilizada. Esta selección estabilizadora tiende a perpetuar los caracteres medios de la especie.

Pero esta estabilidad no impide que la especie genere nuevas variantes genéticas; significa, simplemente, que en ciertas condiciones ambientales y competitivas, las nuevas variantes se encuentran en desventaja y no se difunden en la población. Así pues, la teoría de la evolución gradual puede explicar con facilidad la ausencia de cambios notables en una larga secuencia de fósiles.

Y si nos fijamos en las puntuaciones —la brusca sustitución de unas especies por otras— que parecen haber ocurrido en los moluscos del lago Turkana, ¿qué fue lo que observaron realmente los paleontólogos? En un delgado estrato de la totalidad de roca sedimentaria explorada se advertía que un tipo de concha era sustituido por otro, sin que aparecieran formas intermedias. La evidencia obtenida en este delgado estrato se interpretó como una sustitución repentina de especies.

Sin embargo, si traducimos el espesor del estrato a unidades de tiempo, parece que el período de cambio «repentino» pudo durar de 5.000 a 50.000 años. En condiciones tropicales, los moluscos pueden producir por lo menos una generación por año, y probablemente más. Así pues, los cambios se produjeron a lo largo de más de 5.000 generaciones, tiempo suficiente para que los cambios adaptativos normales se fueran acumulando hasta producir un fenotipo nuevo y característico.

Otro aspecto interesante de la secuencia del lago Turkana es la sincronización de la sustitución de especies, que afectó a casi todos los moluscos existentes en los dos períodos de cambio «puntual». Este dato circunstancial parece apuntar a una influencia ambiental externa. Y en efecto, el análisis de los sedimentos del lago Turkana demuestra que durante ambas «puntuaciones» el nivel del agua subió o bajó considerablemente. En cambio, durante los largos períodos de equilibrio, el nivel del lago sufrió sólo ligeras fluctuaciones.

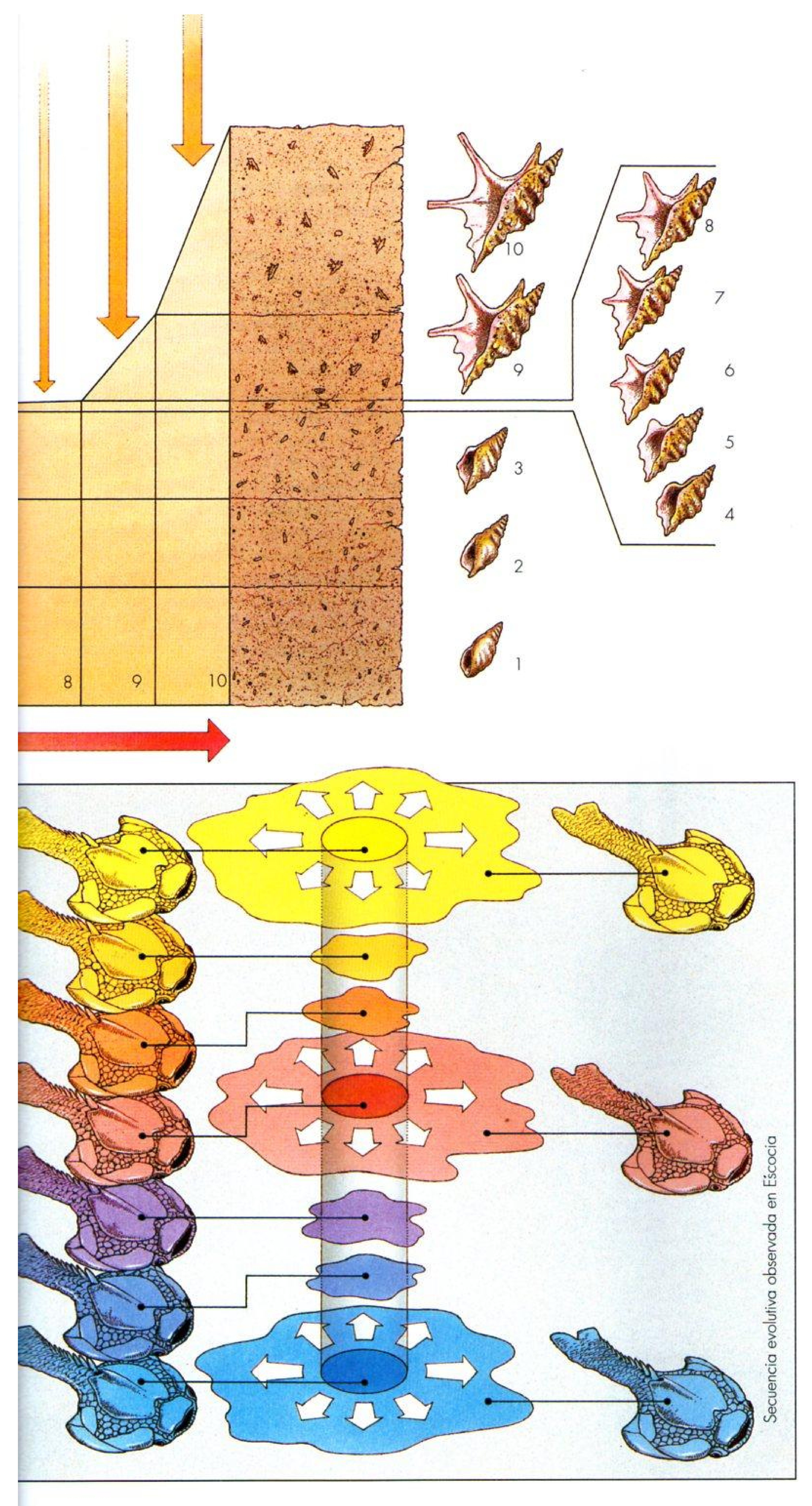
Esta correlación entre una importante alteración del ambiente y la creación relativamente rápida de nuevas especies permite explicar, casi con seguridad, el cambio macroevolutivo observado en la secuencia fósil.

Una comunidad de moluscos que vive durante largos períodos en un ambiente lacustre invariable y predecible produce secuencias igualmente largas de fósiles sin variaciones, ya que la presión selectiva es estabilizadora. Pero los intervalos de cambios relativamente rápidos en el nivel del lago (que, en realidad, duraron miles de años) tuvieron que imponer nuevas presio-

La evidencia fósil puede inducir a error. Esta secuencia hipotética, pero perfectamente posible, muestra cómo pueden aparecer fósiles que apoyen la teoría del equilibrio puntuado. Las etapas numeradas en el eje temporal representan períodos geológicos, desde el más antiguo (1) al más reciente (10). A la derecha se muestran diez etapas de la evolución de un molusco, correspondientes a diez capas de roca de diferentes edades. También se indica el ritmo cambiante de sedimentación, que ocasiona la acumulación de estratos rocosos y permite que se formen fósiles. Este ritmo es rápido en los períodos 1 a 3 y en el 9, y casi nulo en los períodos 4 a 8.
En realidad, la evolución del molusco (conchas 1 a 10) es gradual, pero como en los períodos 4 a 7 apenas se formó roca, no existen fósiles correspondientes a dichos períodos, y el registro fósil muestra un cambio aparentemente brusco entre las etapas 3 y 9, que parece apoyar la teoría del equilibrio puntuado. Pero si existieran fósiles de las etapas 4 a 8 se vería que la verdadera secuencia es gradual.

CAMBIOS DE DISTRIBUCIÓN

Las variaciones en la distribución geográfica pueden hacer creer que se produjeron cambios bruscos. Los ostracodermos fueron un antiguo grupo de peces marinos sin mandíbulas, que vivieron en diferentes zonas de lo que ahora es Europa. En esta secuencia, el color indica el cambio evolutivo gradual de la estructura de estos vertebrados, tal como se aprecia en los fósiles encontrados en la zona del Báltico. Éste era aproximadamente el centro del área de distribución de estos peces, y los fósiles aquí encontrados representan todas las etapas de su evolución (en el esquema, la zona del Báltico está representada por la columna central).
La secuencia de fósiles de la derecha muestra cambios aparentemente bruscos entre unas formas y otras. Estos fósiles proceden de la actual Escocia, una zona que los ostracodermos sólo colonizaron de manera ocasional. Por eso, los fósiles dan la falsa impresión de un cambio evolutivo puntuado, pero ello se debe simplemente al lugar donde se encontraron.



nes selectivas, que indujeron cambios morfológicos —como alteraciones en la estructura de la concha— en las especies existentes.

Otro punto flaco de la teoría del equilibrio puntuado es que los cambios en la forma de las conchas que se observan en los fósiles del lago Turkana podrían no representar una verdadera alteración de las especies. Las especies actuales de moluscos de agua dulce hacen gala de una considerable plasticidad en la forma de la concha, según las condiciones del agua en la que viven.

Las diferentes concentraciones de minerales en el agua, los sustratos existentes en el fondo y otros factores ambientales pueden inducir una gran variabilidad en el fenotipo de las poblaciones de una misma especie —como sucede con el caracol de agua dulce *Lymnaea peregra*—, que se manifiesta en grandes variaciones en la forma de la concha.

La posibilidad de que las «bruscas puntuaciones» de la secuencia fósil del lago Turkana se deban en realidad a la variabilidad normal de las especies de moluscos pone de manifiesto lo difícil que resulta reconstruir la dinámica de poblaciones de una especie a partir de sus fósiles, con la posible excepción de los fósiles que aún contienen vestigios de ADN (ver pp. 174-75).

CONCLUSIONES

Aunque sus conclusiones más importantes resultan casi con seguridad insostenibles, la teoría del equilibrio puntuado ha resultado muy fructífera para la comunidad científica. Eldredge y Gould centraron la atención en el ritmo cambiante de la evolución y así obligaron a los paleontólogos a reconsiderar su manera de estudiar los fósiles como si se tratara de auténticos seres vivos.

Ni siquiera el fósil mejor conservado puede compararse con la realidad del organismo vivo. El fósil proporciona una descripción parcial de las características estructurales del organismo, pero dicha descripción es siempre demasiado imprecisa como para que, basándonos en ella, nos atrevamos a pontificar acerca de diferencias entre especies que existieron hace millones de años. Si aún no somos capaces de distinguir los fósiles machos y hembras, ¿cómo íbamos a esperar sacar datos inequívocos acerca del ritmo de la especiación en tiempos tan remotos?

EXTINCIÓN Y EVOLUCIÓN

La desaparición de especies enteras de organismos desempeñó un papel crucial en la polémica que se desató en el siglo XIX acerca de la evolución. Cuando el registro fósil demostró sin lugar a dudas que algunas especies se habían extinguido, quedó claro que la vida cambia a lo largo del tiempo. En cuanto se aceptó este hecho, los evolucionistas dejaron de prestar atención a las extinciones para concentrar sus esfuerzos en desentrañar el proceso de formación de nuevas especies.

En la segunda mitad del siglo XX se ha producido un resurgimiento del interés por las extinciones biológicas. Por un lado, los ecólogos se dieron cuenta de que la extinción de una especie —ya se trate de un animal, una planta o un microorganismo— puede tener profundas consecuencias en las poblaciones de otras especies que conviven con ella. Por otro, las extinciones del pasado volvieron a estimular la imaginación de científicos y no científicos por igual. Y en tercer lugar, se extendió la conciencia de que los seres humanos somos responsables de la actual extinción masiva de especies, tal vez la más catastrófica que se ha producido desde que apareció la vida sobre la Tierra.

Puesto que las especies de organismos van apareciendo y desapareciendo en el transcurso de la evolución, es evidente que las extinciones son un aspecto natural y generalizado de la vida en la Tierra. Aparecen nuevas especies —por lo general, cuando una especie preexistente se escinde en dos— y otras desaparecen para siempre, de manera igualmente inevitable. En tiempos pasados existieron miles de millones de especies que ya se han extinguido. Las especies actuales —tal vez unos 20 millones— se debaten entre la especiación y la extinción. Si una especie se extingue, lo normal es que aparezcan nuevas especies que la sustituyan.

La extinción de una especie no suele ocurrir por muerte súbita de todos sus miembros, sino que se produce como consecuencia de la dinámica entre las tasas de natalidad y mortalidad. Las especies sobreviven mientras su tasa de natalidad sea igual o superior a la tasa de mortalidad. Pero si esta última supera a la tasa de natalidad durante un período suficientemente largo, deja de producirse el relevo de generaciones; y si no interviene ningún nuevo factor, la especie acabará por extinguirse.

En términos genéticos, la extinción de una especie representa la pérdida de un fondo común de genes. Este fondo de genes disminuye con la muerte de cada individuo, pero se repone con cada nuevo nacimiento. Cuando la reposición no puede compensar las pérdidas, el fondo común de genes se va agotando y la especie se extingue. Un conjunto concreto de genes ha dejado de existir.

La acumulación de extinciones de especies puede dar lugar a la desaparición de grupos taxonómicos superiores. Con la extinción de la última especie de dinosaurios a finales del Cretácico dejó de existir todo un subgrupo de la clase reptiles.

La desaparición de los dinosaurios formó parte de un catastrófico proceso de extinción masiva, en el que se extinguieron casi al mismo tiempo numerosísimas especies, pertenecientes a muchos grupos taxonómicos distintos (pp. 186-87). Para identificar un proceso semejante, los paleontólogos tienen que poder distinguir

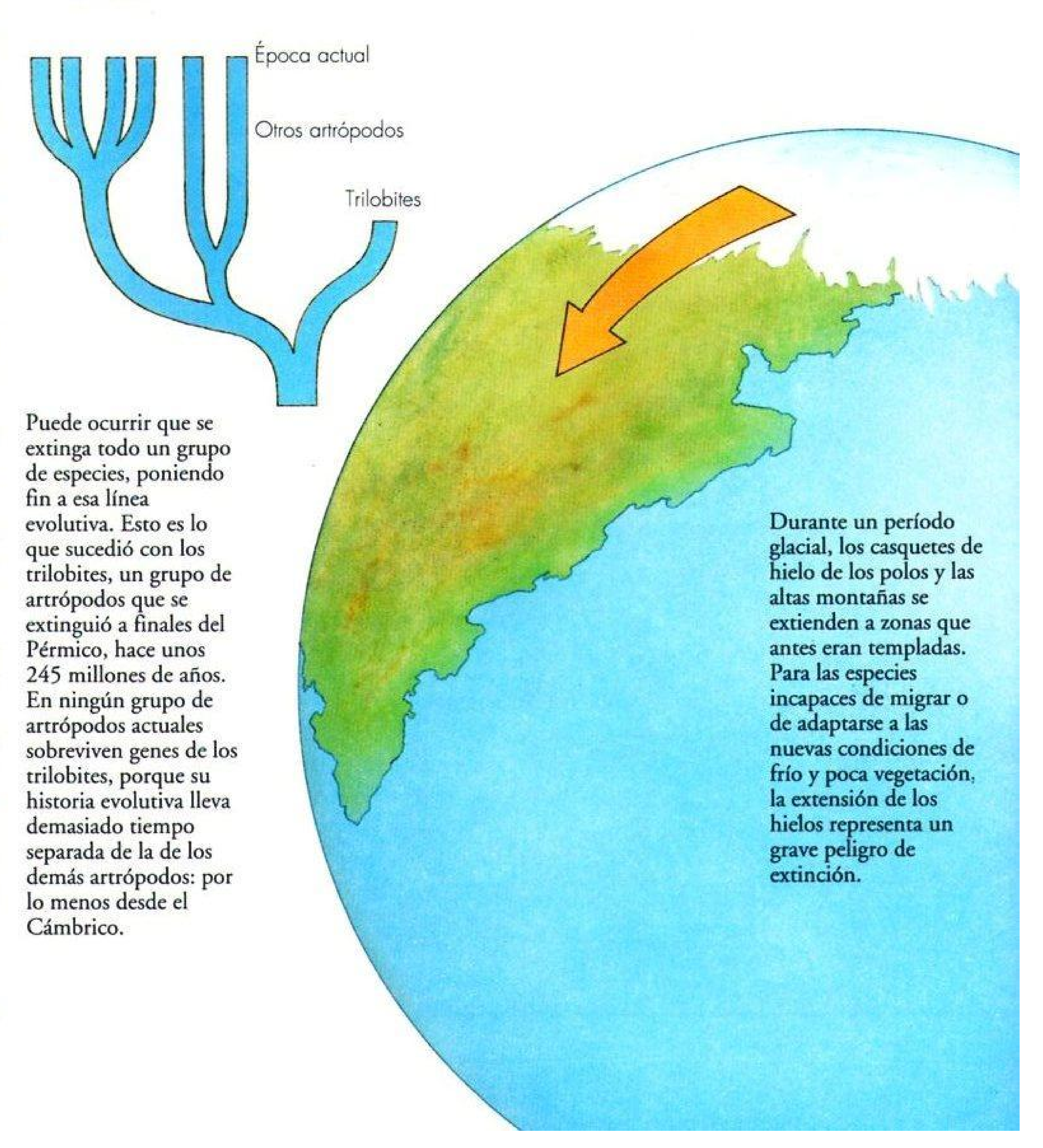
Homo sapiens

Época actual

Homo erectus

Especies primitivas del género *Homo*

Cuando una especie evoluciona y se transforma en otra, la especie original desaparece. Este proceso se denomina extinción por transformación. Pero aunque la especie original se haya extinguido, gran parte de su fondo de genes sobrevive en la nueva especie. Si el *Homo sapiens* desciende efectivamente del *H. erectus*, éste sería un ejemplo del funcionamiento de este proceso evolutivo.



Puede ocurrir que se extinga todo un grupo de especies, poniendo fin a esa línea evolutiva. Esto es lo que sucedió con los trilobites, un grupo de artrópodos que se extinguió a finales del Pérmico, hace unos 245 millones de años. En ningún grupo de artrópodos actuales sobreviven genes de los trilobites, porque su historia evolutiva lleva demasiado tiempo separada de la de los demás artrópodos: por lo menos desde el Cámbrico.

Durante un período glacial, los casquetes de hielo de los polos y las altas montañas se extienden a zonas que antes eran templadas. Para las especies incapaces de migrar o de adaptarse a las nuevas condiciones de frío y poca vegetación, la extensión de los hielos representa un grave peligro de extinción.

los aumentos relativamente bruscos de la tasa de extinción, que superen el ritmo normal al que se producen las extinciones. Aunque no está muy claro cuál es esta tasa «normal», todos los paleontólogos están de acuerdo en que a lo largo de la historia de la Tierra se produjeron varios de estos procesos catastróficos de extinción masiva: al final de los períodos Ordovícico y Devónico, en la transición del Pérmico al Triásico y a finales del Cretácico.

¿Qué provocó la desaparición del 96 por 100 de las especies que vivían en el Pérmico, o la del 75 por 100 de las que vivían durante la transición Cretácico/Terciario? Casi todas las teorías echan la culpa a grandes cambios climáticos o ambientales, como los ocasionados por la deriva continental, los períodos de glaciación que provocaron grandes variaciones del nivel del mar, los impactos de gigantescos objetos procedentes del espacio o el aumento de la actividad volcánica.



El kakapo de Nueva Zelanda, el loro más grande del mundo, es un ave no voladora que anida y se alimenta a ras del suelo. Está casi extinguido, por varias razones: su incapacidad de volar le hace vulnerable a los depredadores introducidos, como las ratas; además, sólo se reproduce cada cuatro o cinco años, por lo que su tasa reproductiva es muy baja, y sólo la hembra cuida de las crías, dejándolas solas por la noche, cuando sale a buscar alimento.

El nivel del mar no ha sido siempre el mismo. Los hallazgos de fósiles de organismos marinos en el interior de los continentes indican que hubo épocas en que el nivel del mar era mucho más alto y las aguas cubrían zonas que hoy son de tierra firme. Tanto la subida como la bajada del nivel del mar pueden provocar extinciones.

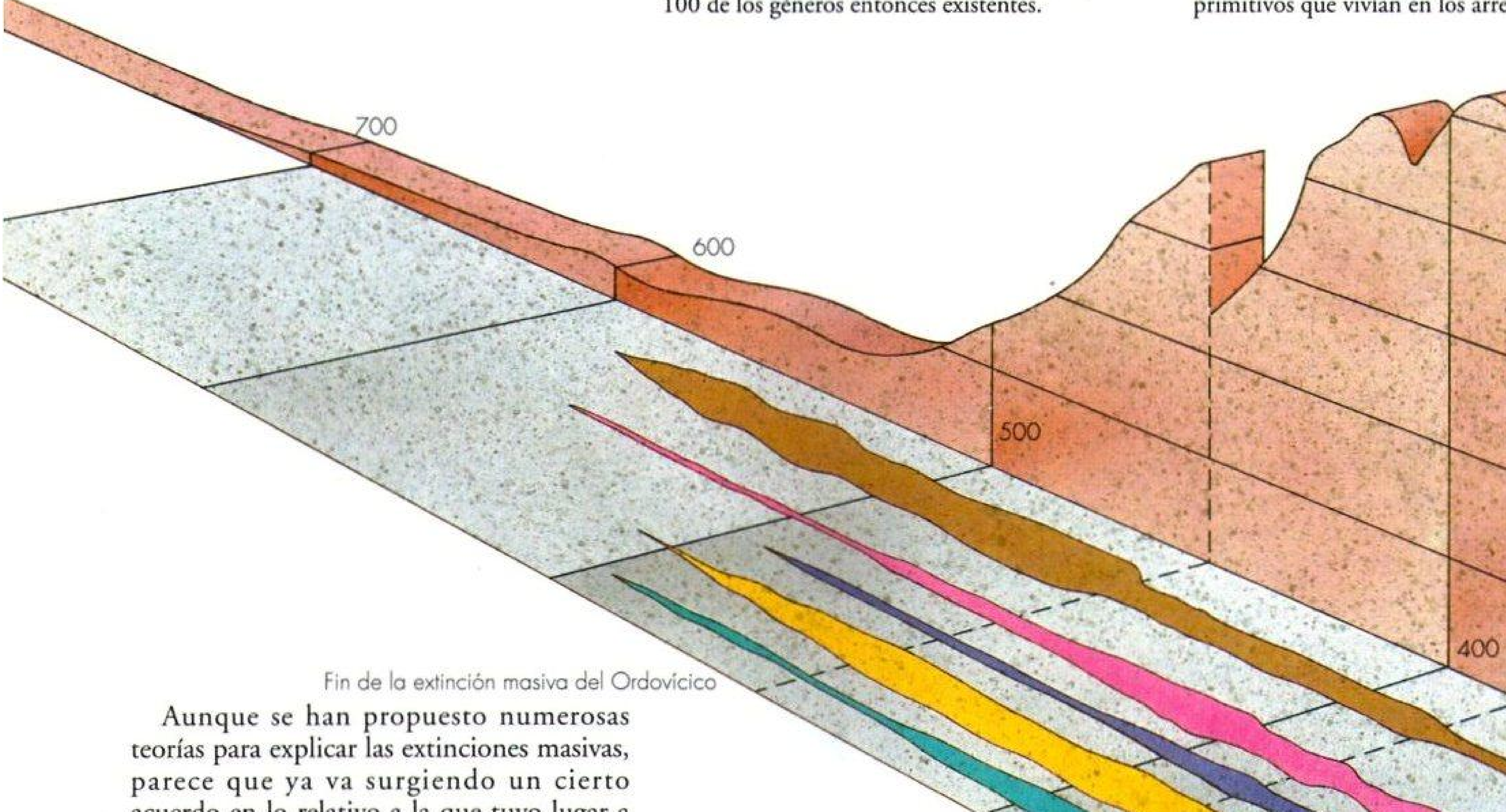
El impacto de grandes objetos procedentes del espacio puede haber sido otra causa de extinciones. Dichos impactos podrían provocar inviernos nucleares, con la atmósfera tan cargada de polvo y humo de los incendios que se bloquearía la luz solar, impidiendo la fotosíntesis, fundamental para la vida en la Tierra.

Las erupciones volcánicas pueden provocar extinciones de dos maneras: una es la alteración del clima global a causa del polvo y los gases descargados en la atmósfera. Pero también las explosiones, la lluvia de cenizas y la lava pueden destruir hábitats enteros en las islas pequeñas, aniquilando a numerosos organismos.

EXTINCIONES MASIVAS

Al final del Ordovícico, hace unos 440 millones de años, desapareció el 85 por 100 de las especies del mundo, en la primera gran extinción masiva que se conoce. Entre las especies extinguidas figuraban numerosos trilobites, braquiópodos y nautiloideos. La extinción acabó con el 60 por 100 de los géneros entonces existentes.

Tras la extinción del Ordovícico, el número de especies volvió a aumentar, pero disminuyó de nuevo a finales del Devónico, hace unos 350 millones de años, cuando se extinguieron el 82 por 100 de las especies y el 55 por 100 de los géneros, incluyendo muchos invertebrados y peces primitivos que vivían en los arrecifes de coral.



Aunque se han propuesto numerosas teorías para explicar las extinciones masivas, parece que ya va surgiendo un cierto acuerdo en lo relativo a la que tuvo lugar a finales del Cretácico. Cada vez son más los indicios que apuntan al impacto de un objeto extraterrestre, probablemente un asteroide o un meteorito, como causa de los tremendos cambios que se produjeron hace unos 65 millones de años (pp. 186-87).

Esta interpretación permite apreciar el carácter imprevisible de las extinciones masivas. El que la caída casual de un asteroide pueda alterar el clima de todo un planeta es un factor terriblemente fortuito, que, sin embargo, debe tenerse en cuenta al considerar la evolución, ya que puede borrar de la faz de la Tierra grupos enteros de organismos, cambiando de golpe la vida del planeta.

Semejante alteración podría trastornar el equilibrio competitivo entre diferentes grupos de organismos, inclinando la balanza a favor de un grupo previamente secundario. En otras palabras, el destino evolutivo de un grupo biológico puede depender de un golpe de suerte impredecible, independientemente de su posible superioridad selectiva.

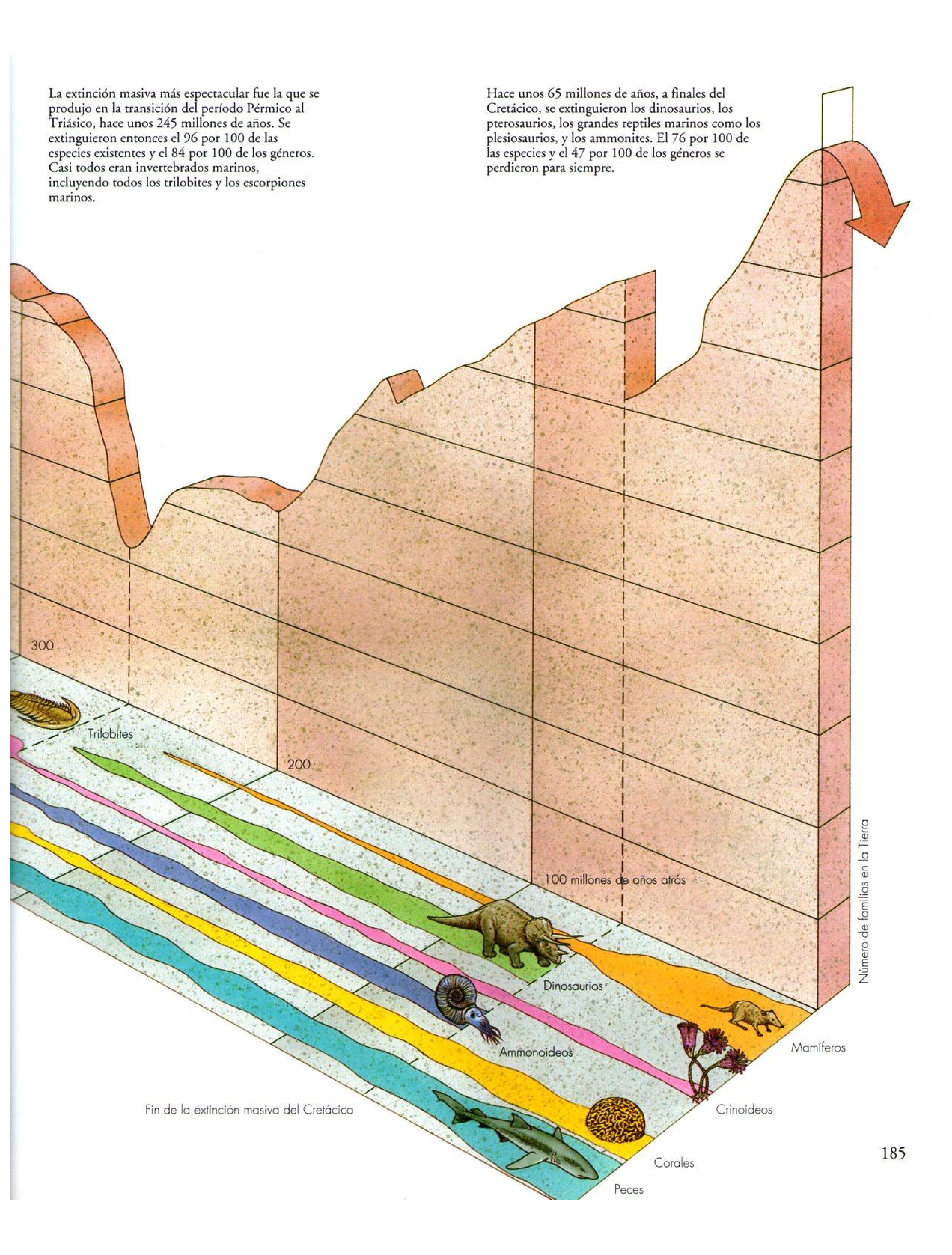
Se puede comprobar el funcionamiento de esta «lotería de la vida» analizando concienzudamente el registro fósil antes, durante y después de la transición que supone una extinción masiva. Imaginemos un escenario en el que la diversidad de especies de dos grupos competidores se mantiene relativamente sin alteraciones. De pronto, se produce una extinción masiva, que acaba con uno de los dos grupos o lo deja considerablemente menguado, mientras en el otro grupo aumenta la diversidad de especies.

La extinción masiva de los braquiópodos y la expansión de los moluscos bivalvos durante la transición del Pérmico al Triásico han sido objeto de uno de estos estudios. Aunque no están directamente emparentados, ambos grupos zoológicos comprenden especies acuáticas, con caparazón bivalvo, que se alimentan por filtración y que compiten entre sí cuando conviven en el mismo hábitat. Antes de la extinción masiva, los braquiópodos eran más abundantes, aunque el número de especies iba disminuyendo poco a poco, mientras que el número de especies de bivalvos aumentaba con igual lentitud. A finales del Pérmico desaparecieron muchísimas especies de braquiópodos, mientras los bivalvos prosperaban y el número de especies aumentaba rápida y constantemente.

Esta pauta de cambio permite deducir, al menos en este caso, que actuaron varios mecanismos evolutivos. El hecho de que el número de especies de braquiópodos ya estuviera disminuyendo antes de la transición parece indicar que los bivalvos poseían alguna ventaja competitiva sobre ellos, y ya se estaban expandiendo a costa de los braquiópodos. La extinción masiva de éstos, probablemente debida a causas fortuitas, aceleró el proceso de diversificación de los bivalvos.

La extinción masiva más espectacular fue la que se produjo en la transición del período Pérmico al Triásico, hace unos 245 millones de años. Se extinguieron entonces el 96 por 100 de las especies existentes y el 84 por 100 de los géneros. Casi todos eran invertebrados marinos, incluyendo todos los trilobites y los escorpiones marinos.

Hace unos 65 millones de años, a finales del Cretácico, se extinguieron los dinosaurios, los pterosaurios, los grandes reptiles marinos como los plesiosaurios, y los ammonites. El 76 por 100 de las especies y el 47 por 100 de los géneros se perdieron para siempre.



LA EXTINCIÓN DE LOS DINOSAURIOS



1 El impacto del meteorito debió perturbar la corteza terrestre, provocando grandes terremotos.

2 El mismo impacto, y los movimientos sísmicos submarinos, provocarían olas gigantescas.

3 La energía desprendida por el impacto ocasionaría tremendos incendios forestales.

4 Las partículas lanzadas a la atmósfera provocarían una lluvia de polvo sobre zonas muy extensas.

5 Los gases ácidos producidos en el impacto se difundirían por todo el mundo, arrastrados por las corrientes de aire, antes de caer en forma de lluvia ácida.

6 La radiación solar quedaría bloqueada por el polvo, provocando un rápido enfriamiento: el llamado invierno nuclear.

7 El exceso de gases que absorben la radiación infrarroja, como el dióxido de carbono, pudo provocar un calentamiento de tipo invernadero.

Hace unos 65 millones de años, un fenómeno catastrófico acabó con casi las tres cuartas partes de las formas de vida que existían en la Tierra. Desaparecieron todos los belemnites y los ammonites, todos los reptiles voladores y todos los grandes reptiles marinos del grupo de los plesiosaurios. Pero la extinción más dramática fue la de los dinosaurios, un grupo de reptiles que se encontraba en el apogeo de su diversidad de especies, y que quedó borrado de la faz de la tierra.

La hipótesis del impacto extraterrestre, propuesta en 1980 por los científicos norteamericanos Luis Álvarez, Walter Álvarez, Frank Asaro y Helen Michel, va consolidándose como la explicación más aceptada para lo que ocurrió en la llamada «frontera K/T» (la transición del Cretácico al Terciario). Dicha hipótesis sostiene que un enorme asteroide o meteorito cayó sobre la Tierra a una velocidad superior a los 10 metros por segundo. La colosal transferencia de energía a la corteza y la atmósfera terrestres como consecuencia del impacto provocó fenómenos catastróficos, como olas gigantescas y tremendos incendios forestales.

Las evidencias más importantes a favor de esta hipótesis proceden de la llamada «anomalía del iridio». El iridio es un metal muy escaso en la corteza terrestre, pero muy abundante en algunos tipos de meteoritos. La fina capa de roca o arcilla que señala la transición K/T en las rocas sedimentarias de todo el mundo es muy rica en iridio, como sería de esperar si en aquella época la atmósfera y los océanos se hubieran cargado de polvo procedente de un asteroide o meteorito pulverizado.

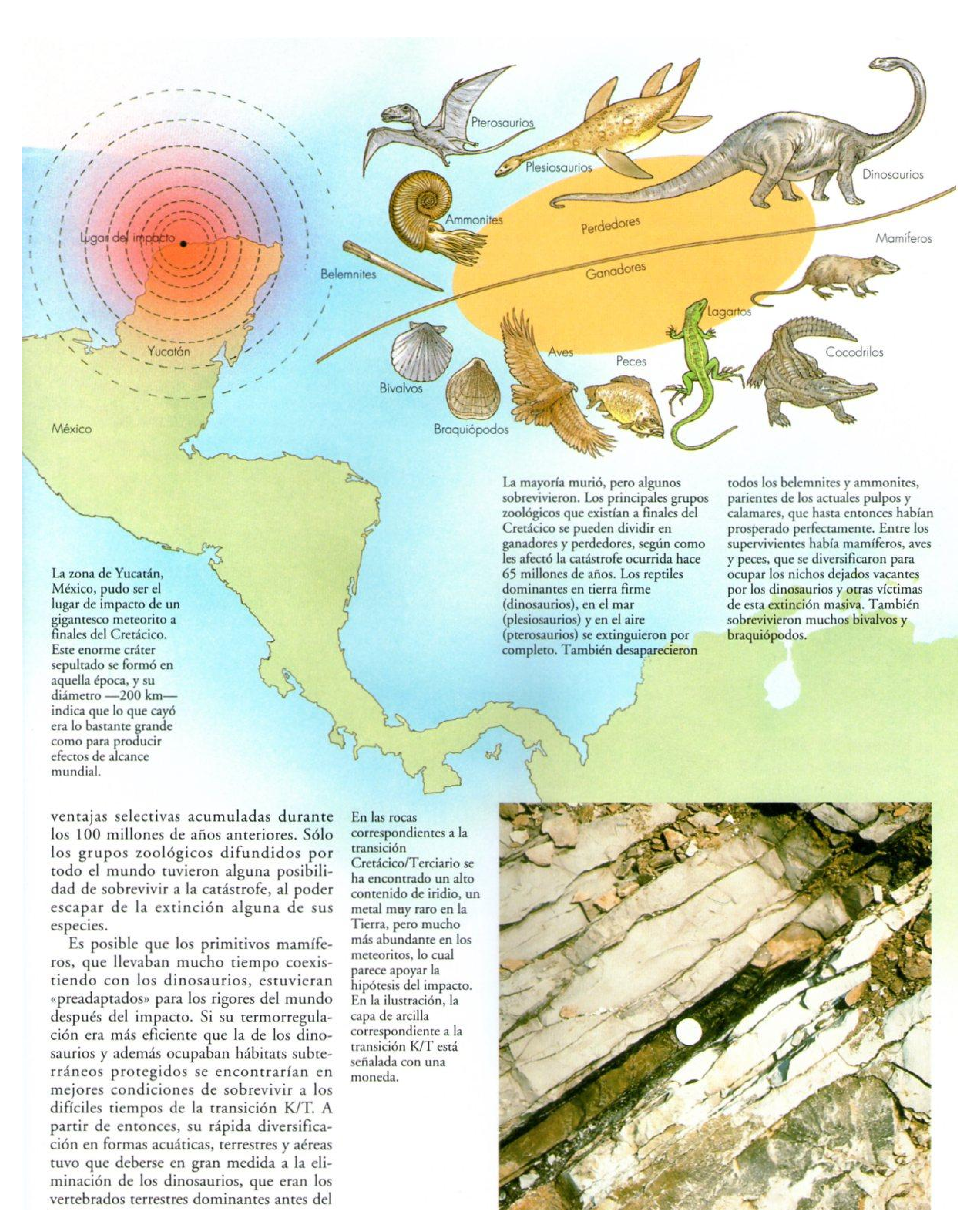
El impacto de un objeto de 10 km de diámetro provocaría una explosión colosal. Se ha calculado que la energía cinética de una explosión semejante sería 10.000 veces mayor que la producida por la detonación de todo el arsenal nuclear mundial. Y las rocas de la zona K/T parecen presentar las consecuencias físicas de este devastador impacto. Los granos de cuarzo están astillados y marcados por tremendas presiones físicas, y en muchas zonas se han encontrado grandes cantidades de minúsculas esférulas cristalinas —gotitas solidificadas de roca fundida—, que se cree que son el resultado de las temperaturas y presiones extremas producidas en la zona de impacto.

Todavía no se ha localizado con seguridad esta zona, pero, entre las posibles candidatas, la que parece presentar más probabilidades es el cráter de Chicxulub, frente a la costa de Yucatán, en la parte sur del golfo de México *(ver mapa)*. En los alrededores de esta zona —concretamente, en Haití y México— los sedimentos K/T aparecen repletos de esférulas, que forman una capa de hasta 50 cm de espesor.

El estudio de los fósiles del estrato K/T en la región de México revela la presencia de fragmentos de árboles muy mezclados con materiales del fondo marino. Se cree que esto es el resultado de la acción de gigantescas olas de un kilómetro de altura que arrasaron las costas del golfo de México, mezclando materiales terrestres y marinos antes de arrojarlos al fondo del mar, donde luego fosilizaron.

Ciertos estudios publicados en 1992 reforzaron la candidatura de Chicxulub a ser considerado como el lugar del impacto. Las rocas del centro del cráter presentan un elevado contenido de iridio. Mediante dataciones con isótopos de argón se ha determinado que estas rocas, previamente fundidas, se solidificaron hace unos 65,2 millones de años (con un margen de error de unos 400.000 años). En otras palabras, el impacto que fundió las rocas coincidió con la devastación global que se aprecia en el registro fósil.

El carácter impredecible de un impacto semejante tuvo que anular las



La zona de Yucatán, México, pudo ser el lugar de impacto de un gigantesco meteorito a finales del Cretácico. Este enorme cráter sepultado se formó en aquella época, y su diámetro —200 km— indica que lo que cayó era lo bastante grande como para producir efectos de alcance mundial.

La mayoría murió, pero algunos sobrevivieron. Los principales grupos zoológicos que existían a finales del Cretácico se pueden dividir en ganadores y perdedores, según como les afectó la catástrofe ocurrida hace 65 millones de años. Los reptiles dominantes en tierra firme (dinosaurios), en el mar (plesiosaurios) y en el aire (pterosaurios) se extinguieron por completo. También desaparecieron todos los belemnites y ammonites, parientes de los actuales pulpos y calamares, que hasta entonces habían prosperado perfectamente. Entre los supervivientes había mamíferos, aves y peces, que se diversificaron para ocupar los nichos dejados vacantes por los dinosaurios y otras víctimas de esta extinción masiva. También sobrevivieron muchos bivalvos y braquiópodos.

ventajas selectivas acumuladas durante los 100 millones de años anteriores. Sólo los grupos zoológicos difundidos por todo el mundo tuvieron alguna posibilidad de sobrevivir a la catástrofe, al poder escapar de la extinción alguna de sus especies.

Es posible que los primitivos mamíferos, que llevaban mucho tiempo coexistiendo con los dinosaurios, estuvieran «preadaptados» para los rigores del mundo después del impacto. Si su termorregulación era más eficiente que la de los dinosaurios y además ocupaban hábitats subterráneos protegidos se encontrarían en mejores condiciones de sobrevivir a los difíciles tiempos de la transición K/T. A partir de entonces, su rápida diversificación en formas acuáticas, terrestres y aéreas tuvo que deberse en gran medida a la eliminación de los dinosaurios, que eran los vertebrados terrestres dominantes antes del impacto.

En las rocas correspondientes a la transición Cretácico/Terciario se ha encontrado un alto contenido de iridio, un metal muy raro en la Tierra, pero mucho más abundante en los meteoritos, lo cual parece apoyar la hipótesis del impacto. En la ilustración, la capa de arcilla correspondiente a la transición K/T está señalada con una moneda.

GENES SALTARINES

Las bacterias y las algas verde-azuladas son actores imprescindibles en el escenario de la vida. A pesar de su sencillez estructural, son muy sofisticadas en el aspecto bioquímico y pueden provocar enfermedades en los seres humanos, realizar la fotosíntesis, fijar el nitrógeno del aire y descomponer los cuerpos de otros organismos. Pero se multiplican por división celular asexual, no por reproducción sexual. Ni producen gametos ni recurren a la meiosis para recombinar genes. ¿Cómo pueden aprovechar en estas condiciones las materias primas para el cambio evolutivo?

Tanto las eubacterias como las arquibacterias (pp. 56-57) presentan un grado sorprendente de flexibilidad y variabilidad genéticas. Lo cual, combinado con su rapidez de multiplicación (las células se dividen, aproximadamente, cada 20 minutos), les permite responder rápidamente a las presiones de la selección natural cuando varían las condiciones ambientales.

La flexibilidad genética de estos organismos se debe en parte a las mutaciones básicas que se producen en todos los tipos de ADN (pp. 74-75). Pero, además de esta variación «de fondo», las bacterias tienen a su disposición un considerable arsenal de métodos para intercambiar genes —o partes de genes— con otras células. En estas cesiones y recepciones de genes, el ADN pasa de una célula a otra, provocando cambios genéticos en la célula receptora.

No sólo se transfieren genes entre células de una misma especie, como *E. coli*, sino también entre bacterias de diferentes especies. Esta flexibilidad genética pone en tela de juicio el concepto mismo de «especie» aplicado a las bacterias. Si se define la especie como una población de individuos que pueden cruzarse entre sí, pero no con individuos de otra especie, resulta difícil encajar a las bacterias en la definición. Las bacterias no se «cruzan» en el sentido habitual de la palabra, y pueden transferir genes de una «especie» a otra.

El flujo génico es mucho más habitual en los procariontes que en los eucariontes. En lugar de la transmisión generacional directa que se da en los organismos superiores, los procariontes parecen disponer de un fondo común de genes, independientemente de su tipo o «especie».

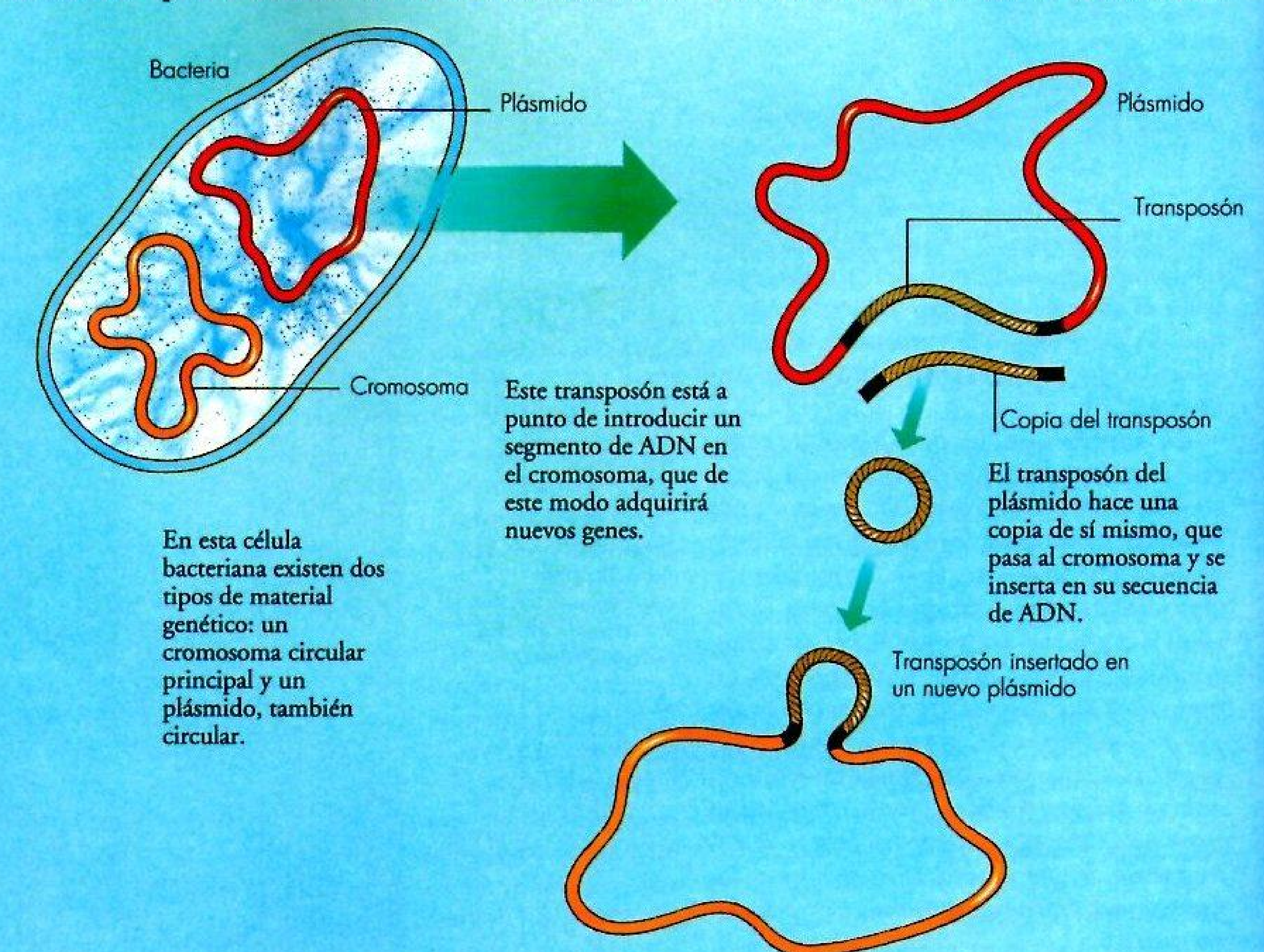
El instrumental que utilizan las bacterias para manipular sus dotaciones génicas funciona de dos maneras: en primer lugar, se puede recombinar el ADN de una célula bacteriana; en segundo lugar, se pueden transmitir genes de una célula a otra.

La recombinación interna se produce cuando ciertos segmentos transponibles del ADN, denominados transposones, inician un curioso baile. Un transposón típico consta de varios miles de nucleótidos (el genoma completo de *E. coli* contiene unos 4 millones de pares de bases), con una secuencia de bases en cada extremo que se llama «secuencia de inserción» (SI). Las SI actúan como líneas de puntos que indican «córtese el ADN por aquí».

De vez en cuando se hace una copia del transposón y se inserta en alguna otra parte del ADN bacteriano (en un punto donde las secuencias de inserción puedan emparejarse con secuencias de bases). Debido a esta pauta de replicación-salto-empalme, los transposones han recibido el apodo de «genes saltarines». El salto puede llevar el fragmento copiado a otra parte del cromosoma circular de la bacteria o a alguno de los pequeños anillos adicionales de ADN —llamados plásmidos— que se encuentran en el citoplasma de la mayoría de las células bacterianas.

Los genes de un cromosoma bacteriano resultan adecuados en las condiciones

En la mayoría de las células bacterianas no sólo existe un cromosoma circular hecho de ADN de doble filamento, sino también uno o más anillos de ADN llamados plásmidos. Cuando la bacteria se divide en dos células hijas, cada una de éstas recibe una copia del cromosoma principal y de cada uno de los plásmidos. Los plásmidos funcionan como minicromosomas hereditarios. En cualquiera de estas porciones de ADN pueden existir regiones concretas llamadas transposones, que poseen la capacidad de hacer copias de sí mismas e introducir estas copias en otras secciones del ADN. Es decir, los transposones pueden «saltar» del cromosoma a un plásmido, de un plásmido a otro y de un segmento a otro de la misma cadena de ADN, de ahí que se les llame «genes saltarines».

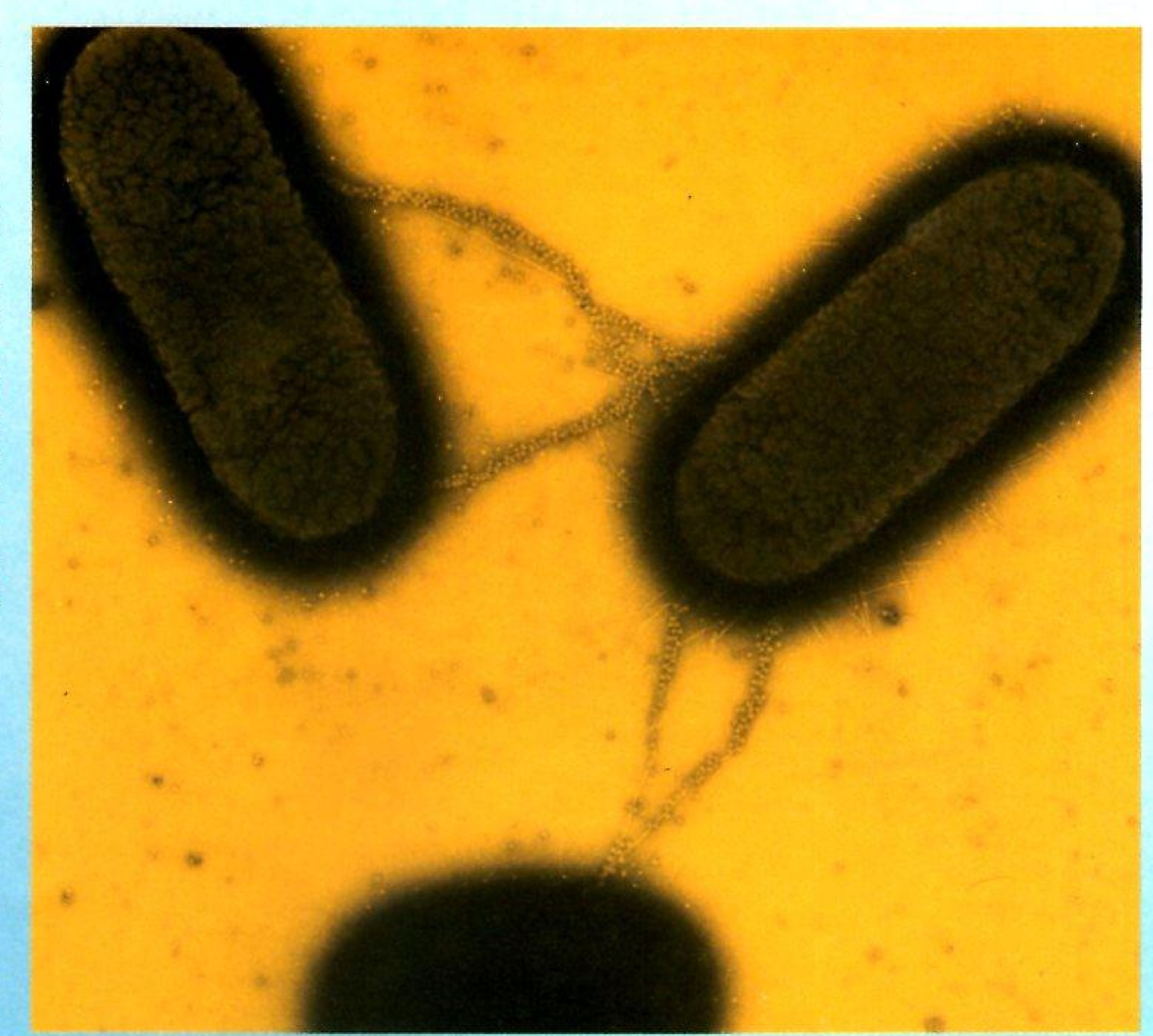


En esta célula bacteriana existen dos tipos de material genético: un cromosoma circular principal y un plásmido, también circular.

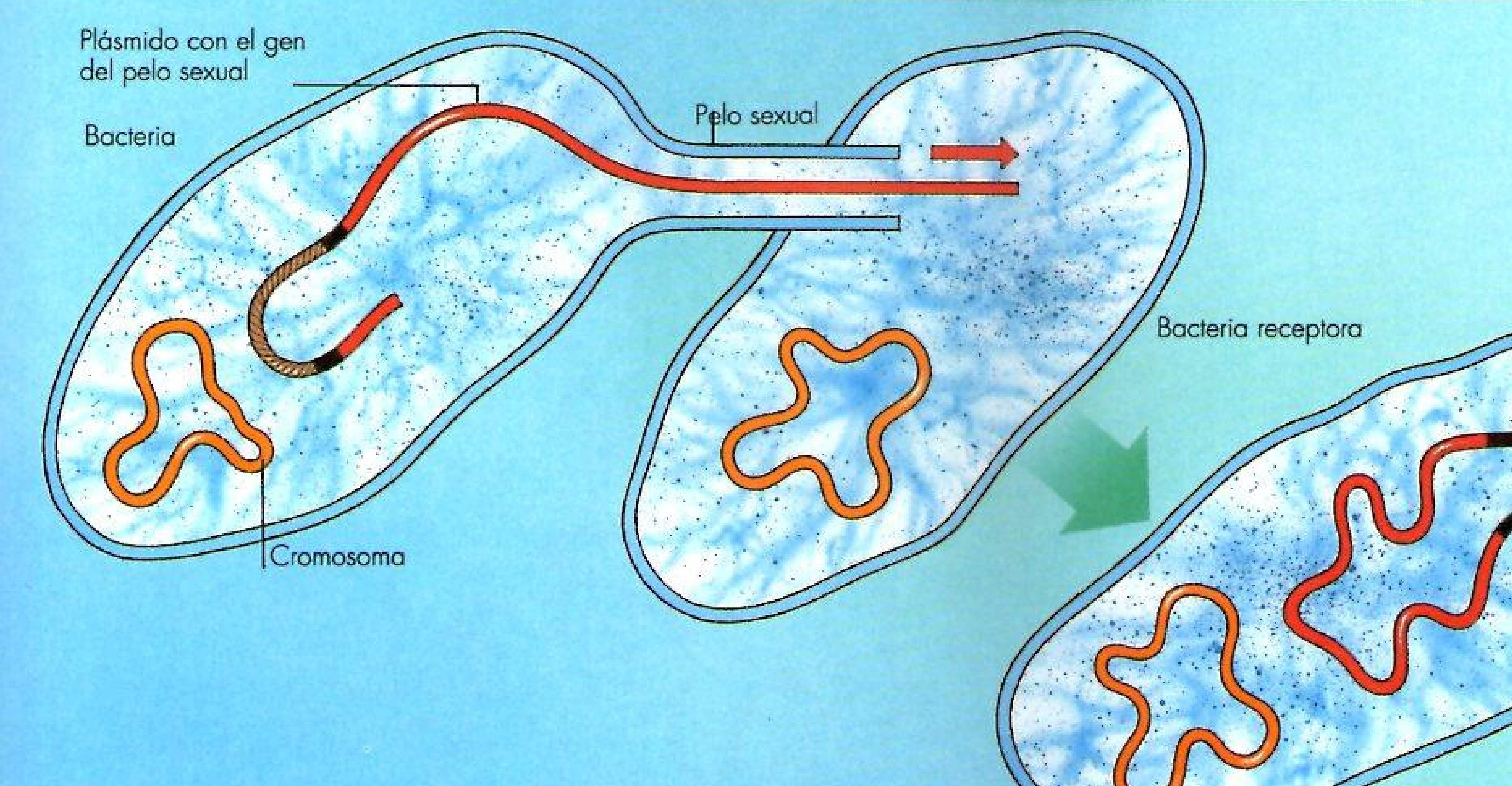
Este transposón está a punto de introducir un segmento de ADN en el cromosoma, que de este modo adquirirá nuevos genes.

El transposón del plásmido hace una copia de sí mismo, que pasa al cromosoma y se inserta en su secuencia de ADN.

ambientales normales, pero cuando las circunstancias cambian entra en acción el variado repertorio de los plásmidos. La *E. coli*, por ejemplo, vive en el intestino humano, sobre las heces, a una temperatura corporal constante. Pero cuando las heces salen al exterior y caen al suelo o al agua, la *E. coli* entra en contacto con nuevas condiciones y otros microbios, muchos de los cuales producen antibióticos que son letales para ella. Sin embargo, la *E. coli* está preparada para ello, porque uno de sus plásmidos, conocido como R100, dispone de genes que confieren resistencia a antibióticos como las sulfonamidas, la estreptomicina, el cloranfenicol y la tetraciclina, y también protegen contra los efectos tóxicos de las sales de mercurio.



Tres bacterias de la especie *E. coli* conectadas por pelos sexuales. La célula de la derecha posee el gen de los pelos sexuales y ha establecido dos conexiones con cada una de las otras dos células, que carecen del gen. El ADN puede pasar de la primera bacteria a las otras a través de estos tubos. Los minúsculos gránulos que recubren los pelos sexuales son bacteriófagos de un tipo especial, que se fijan a los de ellos.



Algunos plásmidos contienen un gen especial para la formación de pelos sexuales. Si una bacteria posee un plásmido así, podrá formar un pelo sexual y conectarse con otra bacteria que no posea el gen. Una vez formado el pelo, el ADN del plásmido pasa a la segunda bacteria (*arriba*), que adquiere así nuevos genes y los transmitirá a su descendencia.
Además del gen de los pelos sexuales, con este método se pueden transmitir otros genes, como los que confieren resistencia a los antibióticos.

Con sus saltos, los transposones pueden trasladar genes de un plásmido a otro, de un plásmido al cromosoma o del cromosoma a un plásmido. De este modo, plásmidos y cromosomas intercambian nuevos tipos de genes, producidos por mutación.

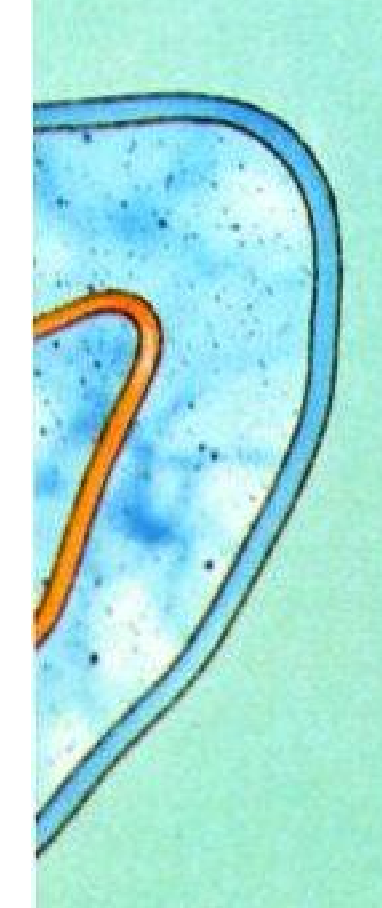
Aún más importantes desde el punto de vista evolutivo son los genes de fertilidad de ciertos plásmidos, que pueden favorecer el flujo génico entre células bacterianas, y a veces llegan a permitir el intercambio entre una «especie» y otra. Los genes de fertilidad inducen la formación de pelos sexuales: finísimos tubos que surgen de una célula bacteriana y entran en contacto con la superficie de otra célula que carece de genes de fertilidad. A continuación, la primera célula transmite a la segunda parte de sus plásmidos a través de los pelos. Este proceso se llama conjugación, y es lo más parecido al sexo que se da entre las bacterias. Su importancia médica es enorme, porque al transferir plásmidos, una bacteria puede transferir a otra la resistencia a un antibiótico particular.

Desde el descubrimiento y difusión de los antibióticos, los plásmidos de las bacterias patógenas han evolucionado con gran rapidez. En las estirpes de bacterias aisladas antes de los años cuarenta, cuando se empezaron a utilizar los antibióticos, los plásmidos carecían de genes de resistencia a los antibióticos. En los años cincuenta, algunos plásmidos contenían ya uno o dos genes de resistencia a los antibióticos. En los noventa, es ya habitual encontrar plásmidos que contengan cuatro o cinco genes de resistencia. No cabe duda de que las dotaciones génicas de las bacterias se han adaptado con rapidez a la presión selectiva impuesta por los productos farmacéuticos.

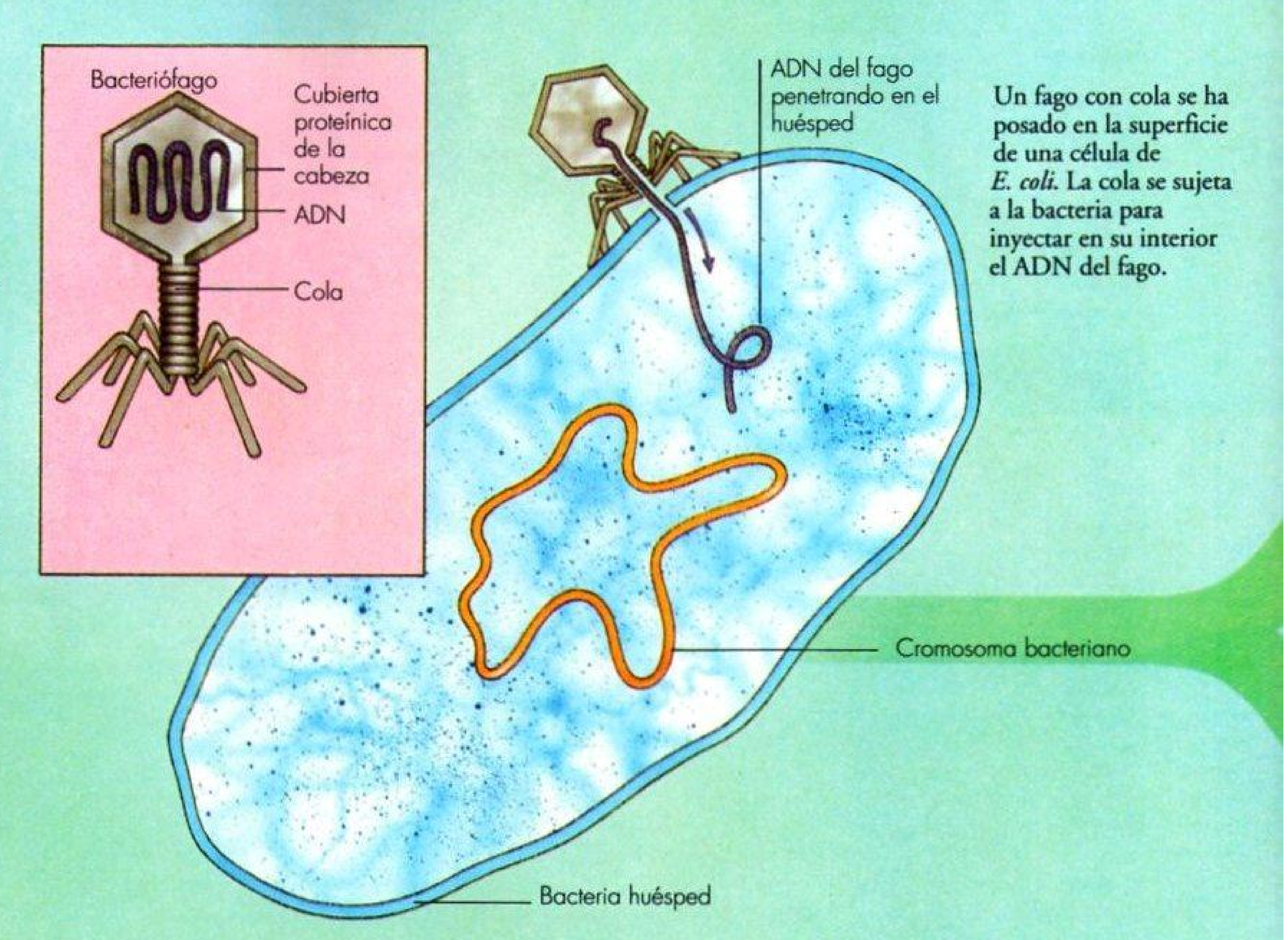
Sin embargo, la conjugación no es más que una de las varias maneras en que las células bacterianas pueden intercambiar genes. Existe un proceso de transferencia génica denominado transducción, en el que las bacterias utilizan a los virus que las atacan. Cada virus bacteriófago consta de un paquete de genes rodeado por una cubierta proteica, capaz de reconocer a las bacterias adecuadas y adherirse a su pared celular.

El bacteriófago inyecta su ADN en la indefensa célula bacteriana, entablando así una relación parásito/huésped. El ADN vírico utiliza las enzimas bacterianas para producir numerosas copias de sí mismo, y a continuación transcribe un ARN mensajero para dirigir la síntesis de las proteínas de la cápsula vírica en los ribosomas de la bacteria. Por último, después de empaquetar el ADN vírico en las cápsulas, centenares de nuevos virus salen de la célula huésped, rompiendo su pared y matándola. Pero dos eventualidades pueden sacar partido evolutivo de este ciclo de destrucción. En algunas circunstancias, el ADN vírico inyectado puede incorporar genes de la bacteria. Esto sucede cuando un virus virulento mata a la célula huésped, pero incorpora algunos fragmentos del ADN del cromosoma o los plásmidos de la bacteria, que contienen genes. Los fagos híbridos resultantes poseen un genoma en parte vírico y en parte bacteriano.

La segunda posibilidad es que un fago híbrido no pueda destruir la célula bacteriana y quede incorporado a ella. En estas circunstancias, el ADN vírico inyectado se inserta en el ADN de la bacteria, como si fuera un transposón. Este ADN de origen vírico recibe el nombre de profago, y se copia cada vez que la bacteria se reproduce. Si el virus híbrido original poseía genes útiles (por ejemplo, que confieran resistencia



Los bacteriófagos —llamados abreviadamente fagos— son virus que invaden las células bacterianas y se reproducen en su interior. Cada partícula vírica consta de una dotación génica central, que puede estar compuesta por ADN o por ARN, y una cubierta proteica, que es especialmente compleja en los fagos «con cola» que atacan a las células de *E. coli*. Con la ayuda de su cola, el fago se aferra a la bacteria y perfora su superficie, para hacer pasar su ADN al interior de la bacteria, donde iniciará un ciclo lítico o formará un profago.



Un fago con cola se ha posado en la superficie de una célula de *E. coli*. La cola se sujeta a la bacteria para inyectar en su interior el ADN del fago.

a ciertos antibióticos), esta transferencia o transducción alterará el genoma bacteriano de un modo beneficioso.

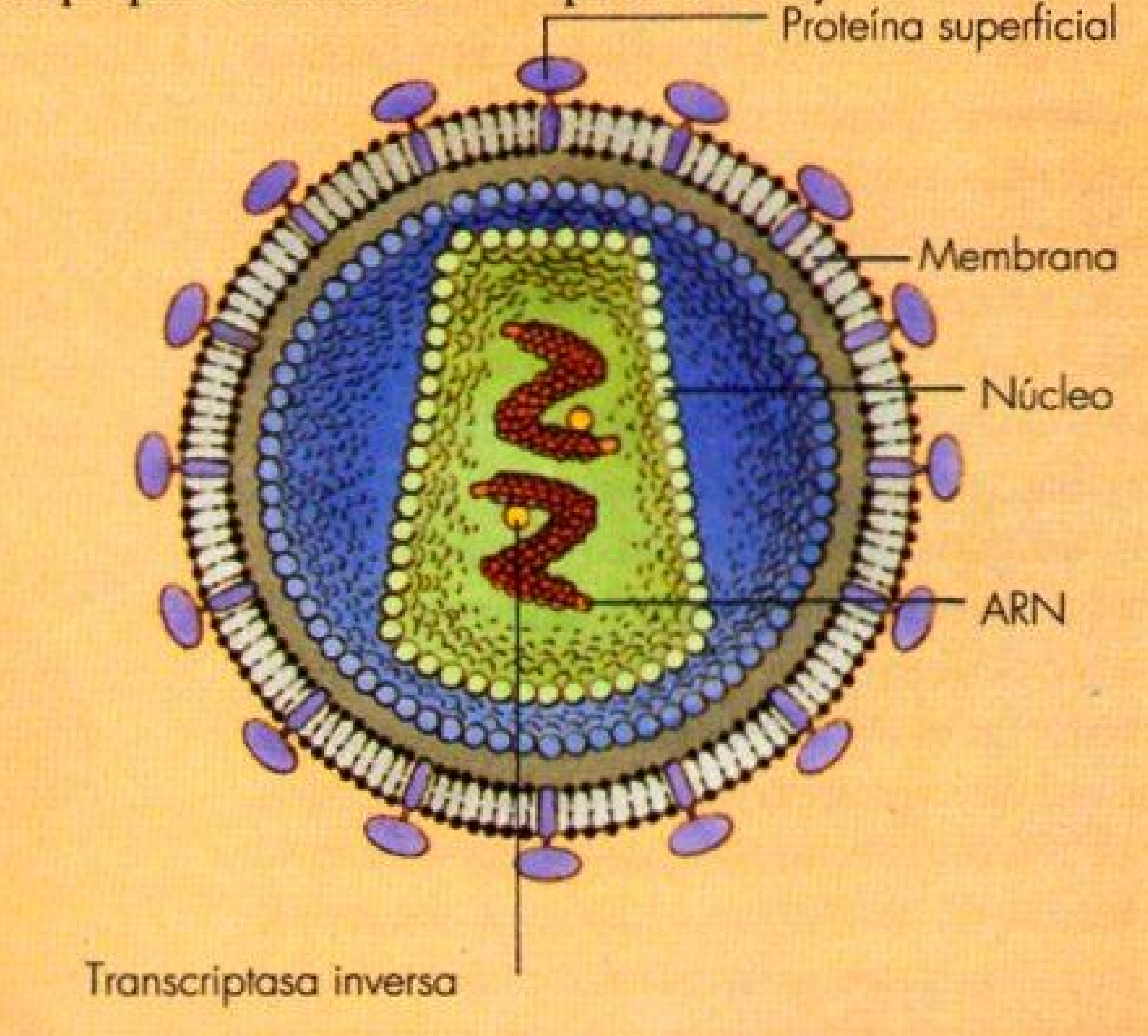
Por último, existe un procedimiento mucho más directo. En ciertas fases de su ciclo de división, las bacterias pueden recoger fragmentos de ADN del entorno, e incorporar este ADN «robado» a su cromosoma o a sus plásmidos. Este cambio genético directo se llama transformación y se puede producir en el laboratorio, pero también tiene lugar en colonias bacterianas muy densas, en las que constantemente mueren células, que se descomponen y dejan libres fragmentos de ADN.

Gracias a la transposición de genes, la transmisión de plásmidos y genes a través de tubos sexuales y la transducción por medio de virus no resulta sorprendente que las bacterias se hayan ganado una merecida reputación de transformistas, especializadas en la adaptación evolutiva rápida.

Esta capacidad, combinada con su extraordinaria versatilidad bioquímica, hace que resulten aún más meritorios los avances de la medicina moderna en el diseño de medicamentos eficaces contra las infecciones bacterianas.

EL VIRUS VIH

El virus de la inmunodeficiencia humana infecta las células humanas y con el tiempo provoca la enfermedad llamada SIDA. Pertenece a un grupo poco común de virus, llamados retrovirus, cuyos genes están compuestos por ARN de cadena simple, y no por ADN. Cuando el VIH penetra en una célula humana —por lo general, un glóbulo blanco de la sangre, llamado célula auxiliar T—, su ARN se transcribe a ADN con ayuda de una enzima llamada transcriptasa inversa y se incorpora al genoma de la célula humana. Este ADN vírico se copia cada vez que la célula se divide.
La enfermedad se manifiesta varios años después (hasta 10), cuando el ADN vírico latente se activa, engendrando una nueva generación de virus. Al morir las células auxiliares T, el sistema de defensa inmunitaria queda dañado y las infecciones invaden el cuerpo.
Una ingeniosa estrategia asegura la máxima difusión del virus. La transmisión —generalmente, por vía sexual— es directa y eficaz, porque los virus no tienen nunca que pasar al mundo exterior. El largo período de latencia garantiza que la persona infectada seguirá transmitiendo inadvertidamente el virus por medio de contactos sexuales. Si el virus provocara una muerte rápida, sus posibilidades de transmisión quedarían muy reducidas.



En una secuencia lítica se forman muchos fagos nuevos, y el huésped queda destruido. En primer lugar, el cromosoma bacteriano se fragmenta y se construyen nuevas copias del ADN del fago.

ADN bacteriano

ADN del fago

Ciclo lítico

Los genes del fago se activan y dirigen la construcción de cubiertas proteicas para los nuevos virus.

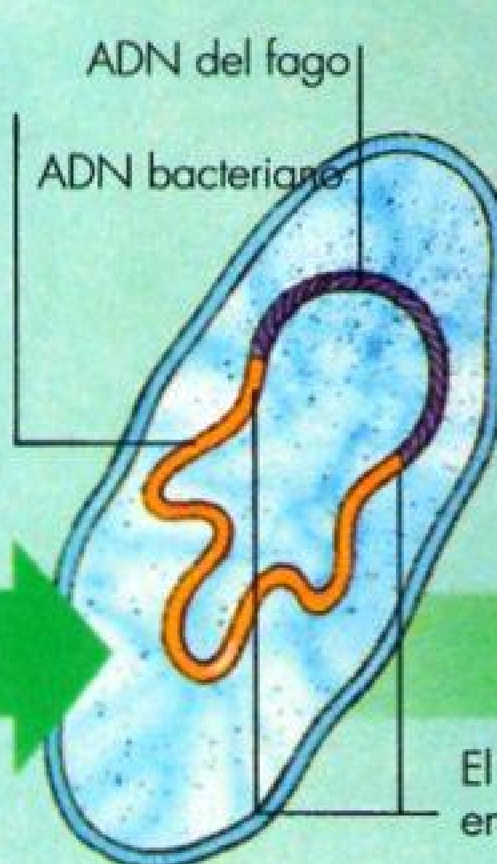


Con el ADN y las proteínas se forman cientos de nuevos fagos. La célula bacteriana se rompe (lisis) y los nuevos fagos quedan libres.

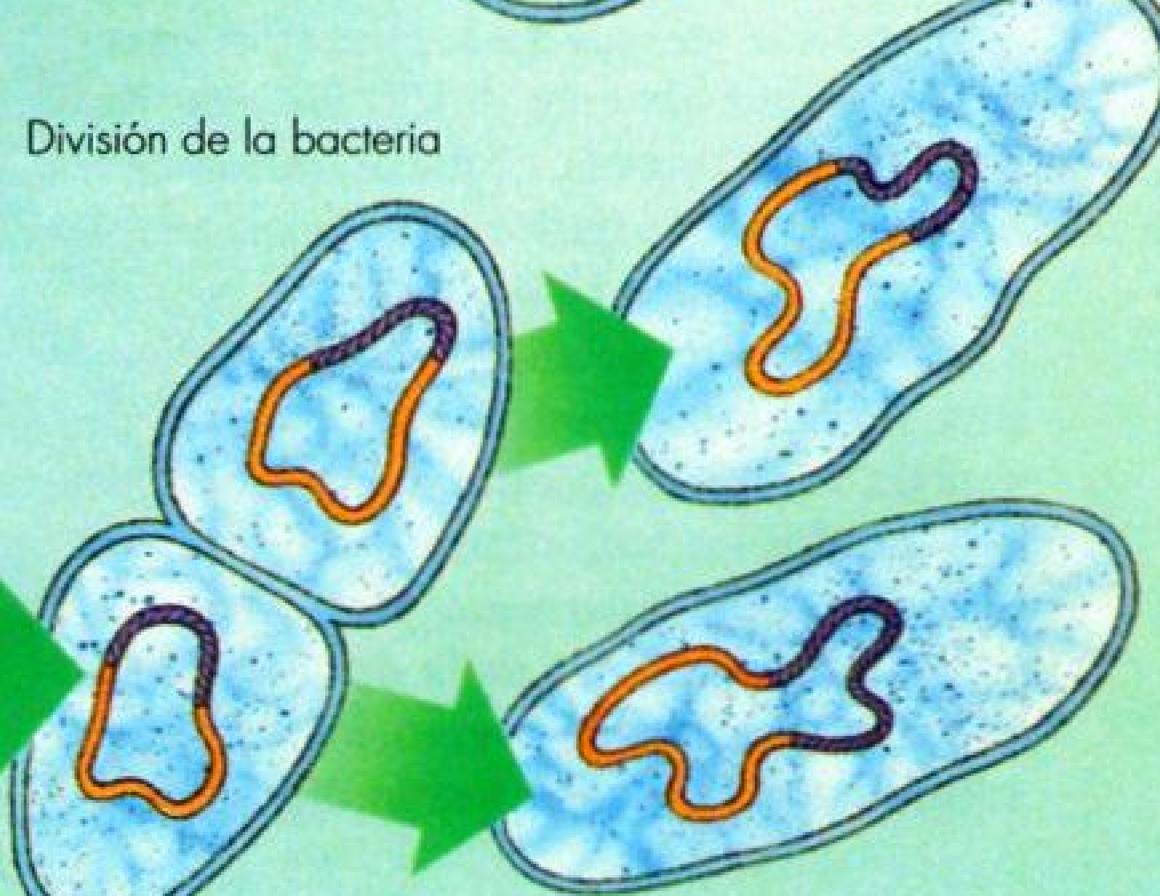


En el ciclo del profago (o lisogénico), el ADN del fago se inserta, como si fuera un transposón, en el ADN del cromosoma de la bacteria huésped. El fago no provoca la destrucción inmediata de la célula huésped, sino que su ADN queda incorporado como «profago» a la dotación genética de la bacteria.

Ciclo del profago



Cuando la bacteria infectada se reproduce, todas sus descendientes reciben copias del ADN del fago incorporado a su cromosoma.



EL CONTROL DEL DESARROLLO

Las bacterias pueden parecer poco interesantes, pero en cuestiones de metabolismo celular dan muestras de una versatilidad impresionante. En cambio, la comparación de un alga marina con un roble, un gusano y un elefante revela que los eucariontes poseen un metabolismo bastante estereotipado, a pesar de su asombrosa diversidad estructural.

Casi todas las bacterias se parecen, porque responden a un mismo diseño unicelular, con poca variación en los orgánulos. Las células individuales de los eucariontes no sólo son mucho más complejas internamente, sino que, cuando se agrupan en tejidos, pueden diferenciarse en muchos tipos celulares, que dan lugar a infinitas posibilidades estructurales. Para empezar, los eucariontes «inventaron» las células sexuales; pero además, desarrollaron una serie de genes que controlan la diferenciación de las células durante el desarrollo de los embriones.

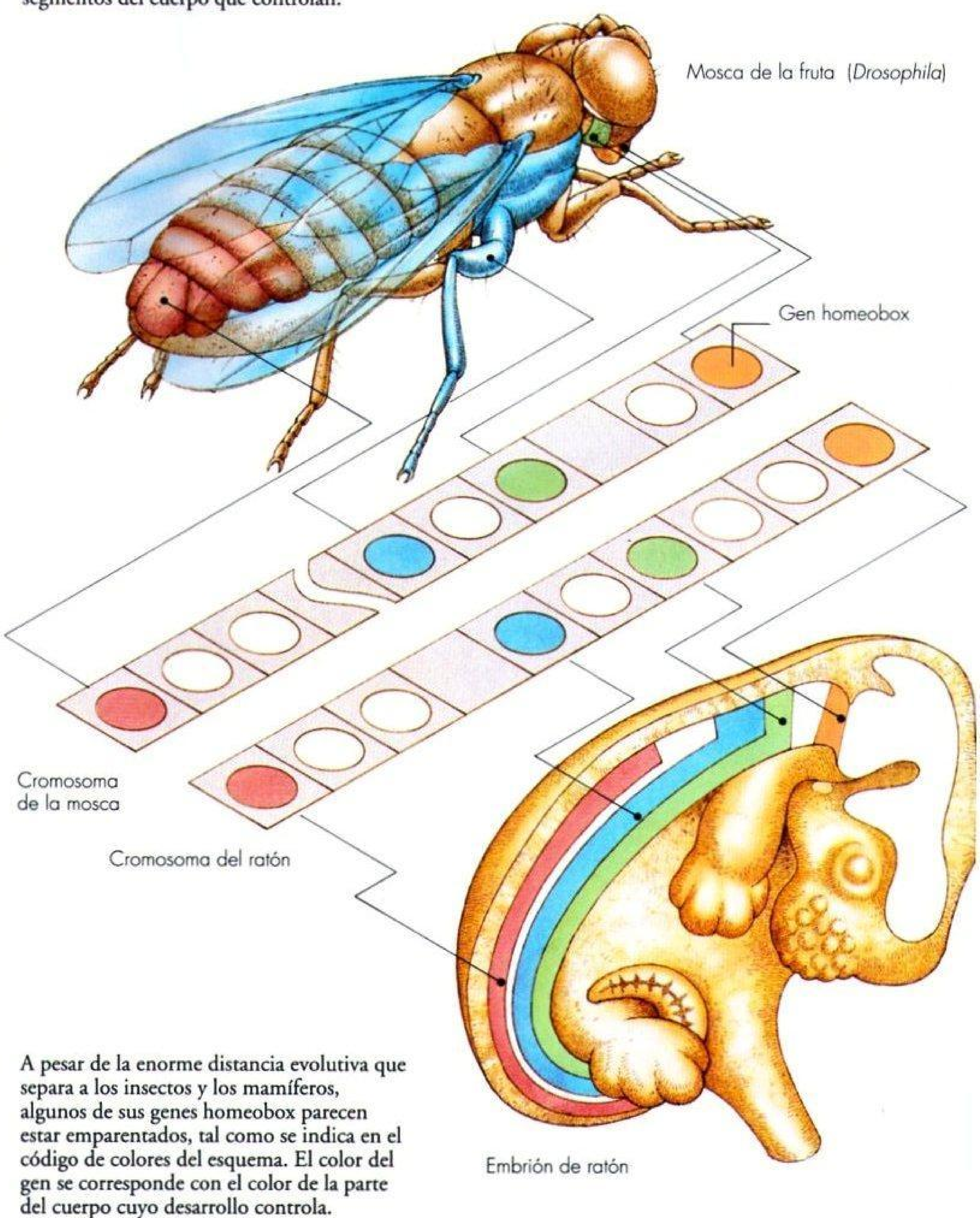
Los organismos pluricelulares desarrollaron la reproducción sexual, que incluye la recombinación de los genes durante la meiosis (pp. 68-69). La división meiótica, la producción de gametos y la fusión de los gametos para formar un zigoto son procesos celulares que se originaron con la evolución de los múltiples pares de cromosomas en los primitivos eucariontes. La recombinación génica mediante quiasmas sólo resulta posible si los cromosomas están ordenados de este modo.

Estas innovaciones fueron las principales ventajas selectivas que se adquirieron como resultado de la transición de la célula bacteriana, con su cromosoma único, a la eucariótica, con sus múltiples cromosomas. Posiblemente, esta multiplicación de los cromosomas fue consecuencia del aumento en tamaño y complejidad de la célula. El cromosoma circular bacteriano se fue haciendo también más grande, hasta llegar a un punto en que la replicación exacta debía resultar bastante difícil. En esta situación, los mutantes que presentaran su ADN fragmentado en segmentos más manejables se encontrarían en clara ventaja.

En estas circunstancias, la formación de una membrana nuclear constituiría una ventaja adicional, porque mantendría reunidos todos los fragmentos de ADN, facilitando la copia sincrónica y organizada de todos los genes antes de la división celular. Pero, fueran cuales fueran los pasos que condujeron a la organización cromosómica

Los genes homeobox son fundamentales para el desarrollo, y los poseen casi todos los animales pluricelulares. Estos genes determinan las pautas principales del desarrollo embrionario de los animales.
Por ejemplo, contribuyen a controlar la diferenciación de los segmentos del cuerpo y su organización de cabeza a cola. Procesos similares tienen lugar en animales tan diferentes como las moscas de la fruta y los mamíferos, cuyos cuerpos están segmentados en ambos casos.

Tanto el embrión de la mosca de la fruta como el del ratón poseen genes homeobox que controlan su desarrollo. Estos genes se encuentran ordenados en el cromosoma en una secuencia que se corresponde con la secuencia anatómica de los segmentos del cuerpo que controlan.



A pesar de la enorme distancia evolutiva que separa a los insectos y los mamíferos, algunos de sus genes homeobox parecen estar emparentados, tal como se indica en el código de colores del esquema. El color del gen se corresponde con el color de la parte del cuerpo cuyo desarrollo controla.

necesaria para el sexo, el resultado está claro: la evolución se aceleró.

Al mismo tiempo —probablemente, a finales del Precámbrico—, mientras iban cobrando forma las estrategias sexuales y aumentaba la diversidad, evolucionaron los genes que controlan el desarrollo del cuerpo. Contemplar en la actualidad cómo un huevo fecundado se va transformando en un organismo adulto es como observar esta evolución en un espejo que distorsione un poco las imágenes. Primero el zigoto, y luego sus células hijas, se van dividiendo por mitosis hasta formar millones y millones de células. Cada una de estas células está especializada para ocupar una posición en el organismo.

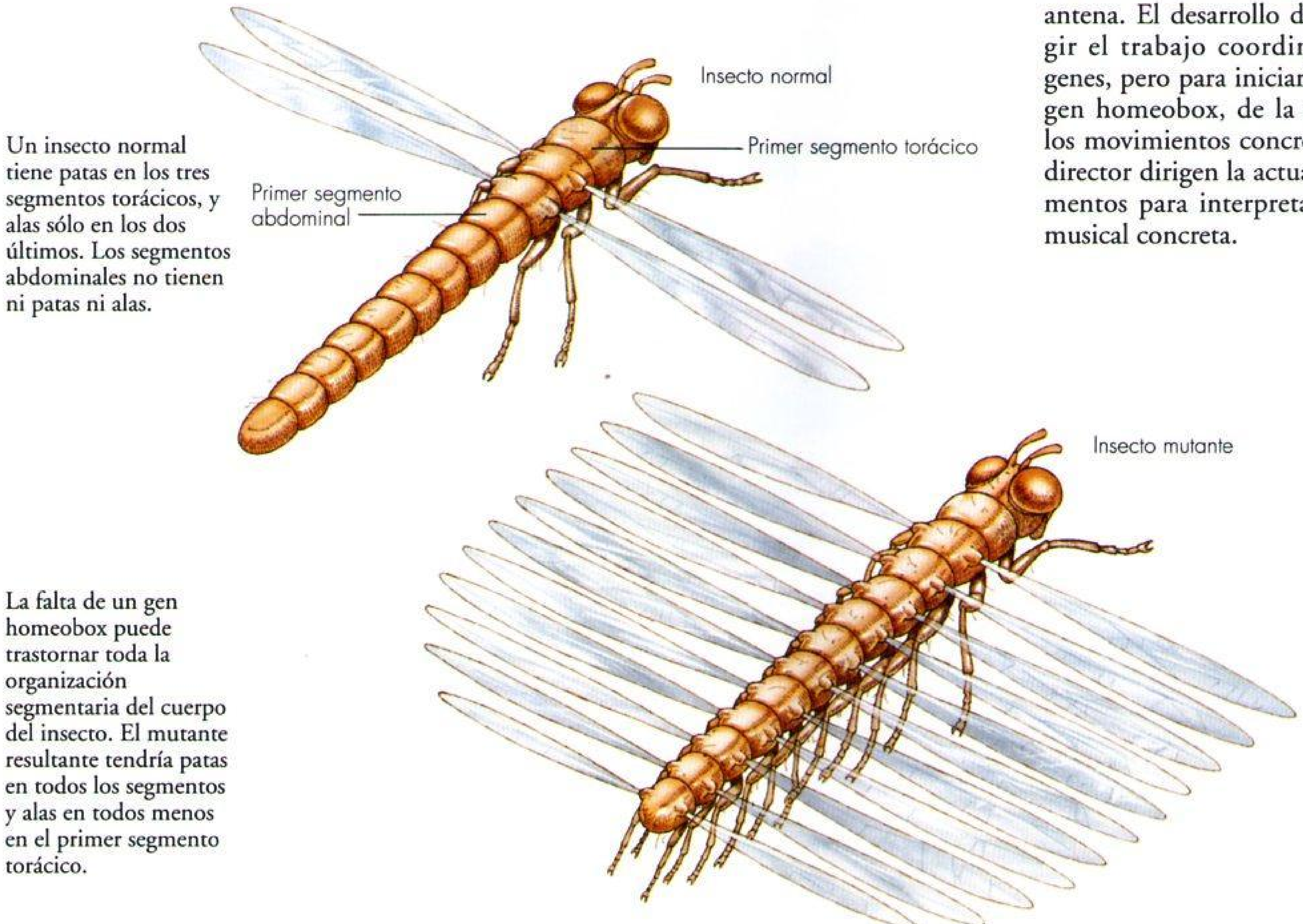
Este maravilloso despliegue se consigue gracias a genes que controlan la diferenciación celular, encauzando las transformaciones que, mediante la activación de diferentes subconjuntos de la misma dotación de genes, hacen que unas células se transformen en fibras musculares, otras en glóbulos sanguíneos, otras en neuronas, etc. Los genes del desarrollo activan y desactivan «programas« de ejecución de otros genes.

Según los conocimientos actuales sobre la función génica, parece muy poco probable que un gen influya directamente en la actividad de otro gen. No existen métodos obvios para que un segmento de ADN interfiera con otro, alterando su actividad. El ADN no funciona de esta manera; su funcionamiento se manifiesta en los productos génicos: las proteínas. Los biólogos moleculares están empezando a identificar los genes del desarrollo, las proteínas que generan y las maneras que tienen de inducir la secuencia de decisiones diferenciadoras que convierte un huevo fecundado en un organismo completo. Para ello, los biólogos han trabajado con moscas de la fruta, sapos de espuelas y ratones, animales cuya estructura genética se conoce bastante bien.

Los estudios han revelado un sorprendente conservadurismo en el funcionamiento de los genes del desarrollo: las normas embrionarias para construir una mosca de la fruta son las mismas que para construir un ratón. De hecho, muchos de los procesos fundamentales de diferenciación en estos dos organismos parecen ser el resultado de la acción de genes similares. De lo cual se deduce que este arsenal básico de genes del desarrollo debió evolucionar muy pronto, pues de lo contrario no sería común a grupos tan dispares como los mamíferos y los insectos.

Estos genes, llamados homeobox, determinan la forma y la construcción interna de un organismo en desarrollo. En diferentes zonas actúan diferentes genes homeobox, que dirigen el desarrollo del embrión. En cierto sentido, son como directores de orquesta. Uno de estos genes, por ejemplo, se encarga de que en un segmento del tórax de una mosca crezca una pata y no una antena. El desarrollo de la pata puede exigir el trabajo coordinado de cientos de genes, pero para iniciarlo basta con un solo gen homeobox, de la misma manera que los movimientos concretos de la batuta del director dirigen la actuación de cien instrumentos para interpretar una composición musical concreta.

En los insectos, una de las funciones de los genes homeobox consiste en ayudar a determinar los órganos que se desarrollan en los diferentes segmentos del cuerpo. Pero si una mutación inhibe la acción de uno de estos genes, como el gen BX-C de la mosca de la fruta, la complicada organización de los segmentos se trastorna.
El ejemplo de abajo demuestra los notables efectos que pueden derivarse de la mutación de uno solo de estos genes.



Un insecto normal tiene patas en los tres segmentos torácicos, y alas sólo en los dos últimos. Los segmentos abdominales no tienen ni patas ni alas.

La falta de un gen homeobox puede trastornar toda la organización segmentaria del cuerpo del insecto. El mutante resultante tendría patas en todos los segmentos y alas en todos menos en el primer segmento torácico.

EL CONTROL DEL DESARROLLO / 2

Las proteínas generadas por los genes homeobox se llaman «proteínas con homeodomain», y no intervienen directamente en el metabolismo de la célula. Su función consiste en reconocer una secuencia específica de genes por «contacto» atómico. Cada proteína con homeodomain tiene en un extremo una hélice de aminoácidos que puede identificar una secuencia específica de bases en un gen y adherirse a ella. El resto de la proteína puede bloquear o estimular la acción de los elementos genéticos adyacentes.

Con este procedimiento, los genes homeobox pueden trazar maravillosas pautas de desarrollo en la materia prima de las células embrionarias. Los ejemplos que aparecen ilustrados en la página anterior muestran algunas pautas de formación controladas por genes homeobox en moscas de la fruta y ratones.

El control se hace aparente cuando un gen homeobox se altera por mutación natural o experimental. Un solo cambio puede tener consecuencias extraordinarias y muy generalizadas. En las moscas de la fruta, la alteración de un solo gen puede hacer que en todos los segmentos del tórax y el abdomen crezca un par de patas y otro de alas, como sucede normalmente en el segmento torácico medio. Estos curiosos —y a veces letales— ejemplos demuestran el increíble potencial evolutivo de los genes que dirigen el desarrollo. Como sus efectos tienen tan largo alcance, una ligera mutación en uno de estos genes puede tener consecuencias dramáticas.

Pero en cuanto dispusieron de los genes homeobox, los eucariontes pudieron pasar al carril rápido de la evolución, al menos en lo referente a la adaptabilidad de la forma del cuerpo. La prodigiosa diversidad de los eucariontes actuales —de los gusanos a los helechos y de las ascidias a las secuoyas— es una demostración de las posibilidades evolutivas obtenidas con los genes del desarrollo.

A partir de 1980, los resultados de los estudios sobre los genes homeobox de los animales estimularon la investigación de los mecanismos de formación y diferenciación de las plantas. Así como los estudios con animales se centraron en unas pocas especies de genética bien conocida, como la mosca de la fruta (*Drosophila*) y los ratones de laboratorio, los investigadores de la biología molecular de las plantas buscaron especies vegetales comparables, eligiendo el *Antirrhinum* (conejitos o boca de dragón) y el *Arabidopsis*, perteneciente a la familia de las crucíferas.

En ambos casos, los biólogos se concentraron en el proceso de diferenciación que culmina con la formación de flores. El desarrollo de una flor comienza con la división de numerosas células (a diferencia de la célula única de la que deriva todo el organismo); pero una vez iniciado el desarrollo, las diferencias son menos significativas.

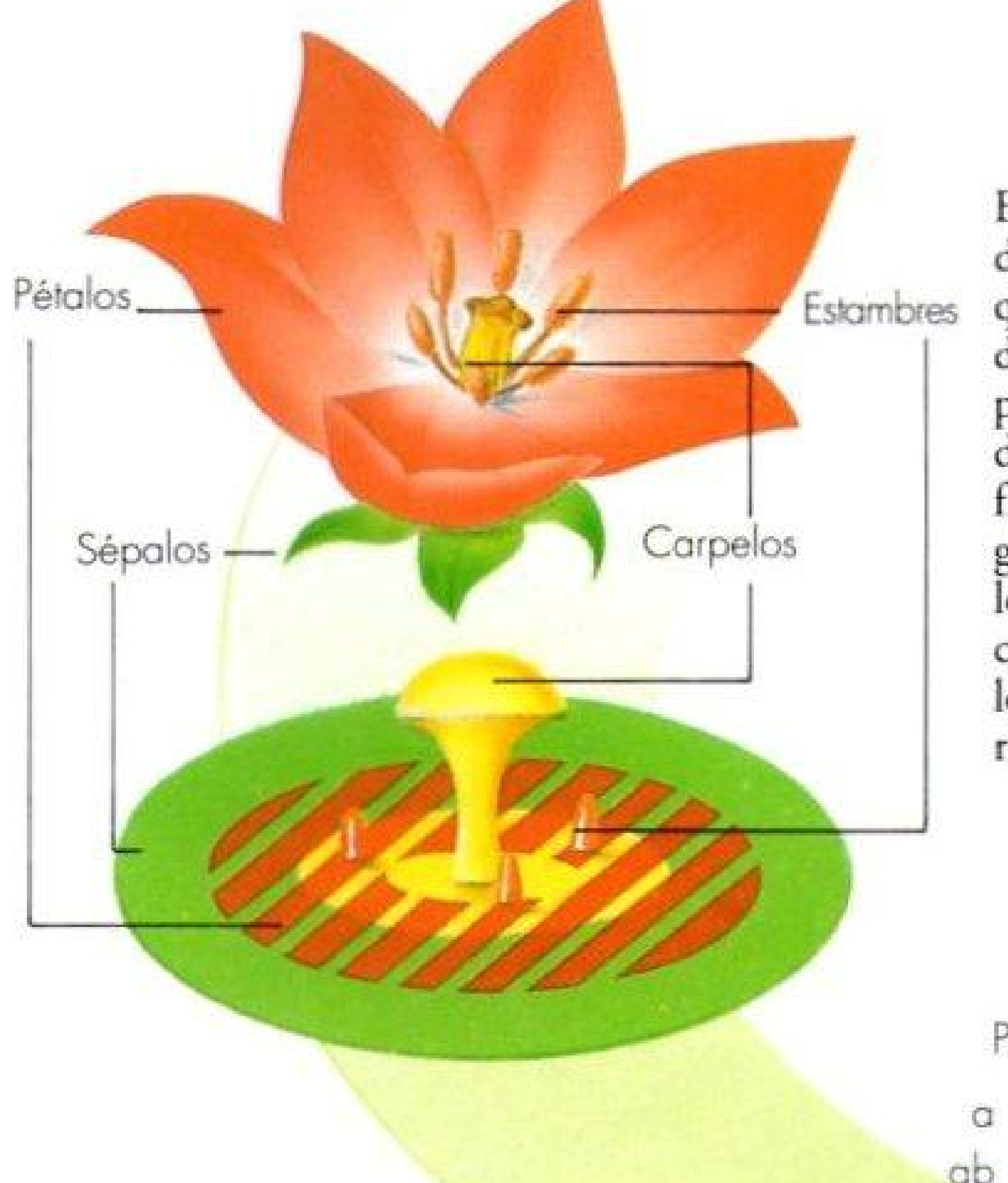
La flor se forma a partir de un punto de crecimiento, o meristemo, situado en la punta de un brote, donde existe un conjunto de células que —a diferencia de otras células de la planta— conservan la capacidad de dividirse continuamente. Así se forman abultamientos, que luego se transforman en ramificaciones, cada una con su propio meristemo.

Cuando recibe el estímulo adecuado, un meristemo apical formará una flor, en lugar de un brote con hojas; dicho estímulo suele consistir en un cambio en las duraciones relativas del día y la noche. Las variaciones en la duración del día van indicando a la planta el progreso de las estaciones, permitiéndole florecer en el momento óptimo para el desarrollo y la polinización de las flores.

A primera vista, las flores varían muchísimo en forma, tamaño y colorido, pero la pauta general que siguen los meristemos laterales suele ser muy conservadora: los diseños florales se basan en cuatro círculos o verticilos concéntricos, que se forman consecutivamente.

El primer círculo, el más cercano a la base del brote floral, está formado por sépalos (hojitas modificadas, a manera de brácteas); el siguiente es un anillo de pétalos, que suelen ser más grandes que los sépalos y presentan formas y colores típicos, sobre todo en las especies que tienen que atraer a insectos polinizadores. A continuación hay un anillo de estambres, cada uno con un tallito o filamento y un doble saco de granos de polen (gametos masculinos). El anillo central es el más próximo a la punta del brote, y está formado por carpelos que contienen los óvulos femeninos.

En cada uno de estos anillos, como sucedía



El análisis de los genes responsables de la disposición de los órganos florales parece indicar que existen tres genes que determinan el desarrollo de las zonas concéntricas. El efecto de los productos génicos sobre las células en desarrollo da lugar a la secuencia correcta de órganos de la flor. Estos efectos se solapan, de manera que tres genes puedan controlar cuatro zonas. Dos de ellas, los sépalos y los carpelos, dependen de un gen cada una. Las dos zonas intermedias, los pétalos y los estambres, se forman a partir de células que reciben la influencia combinada de dos genes.

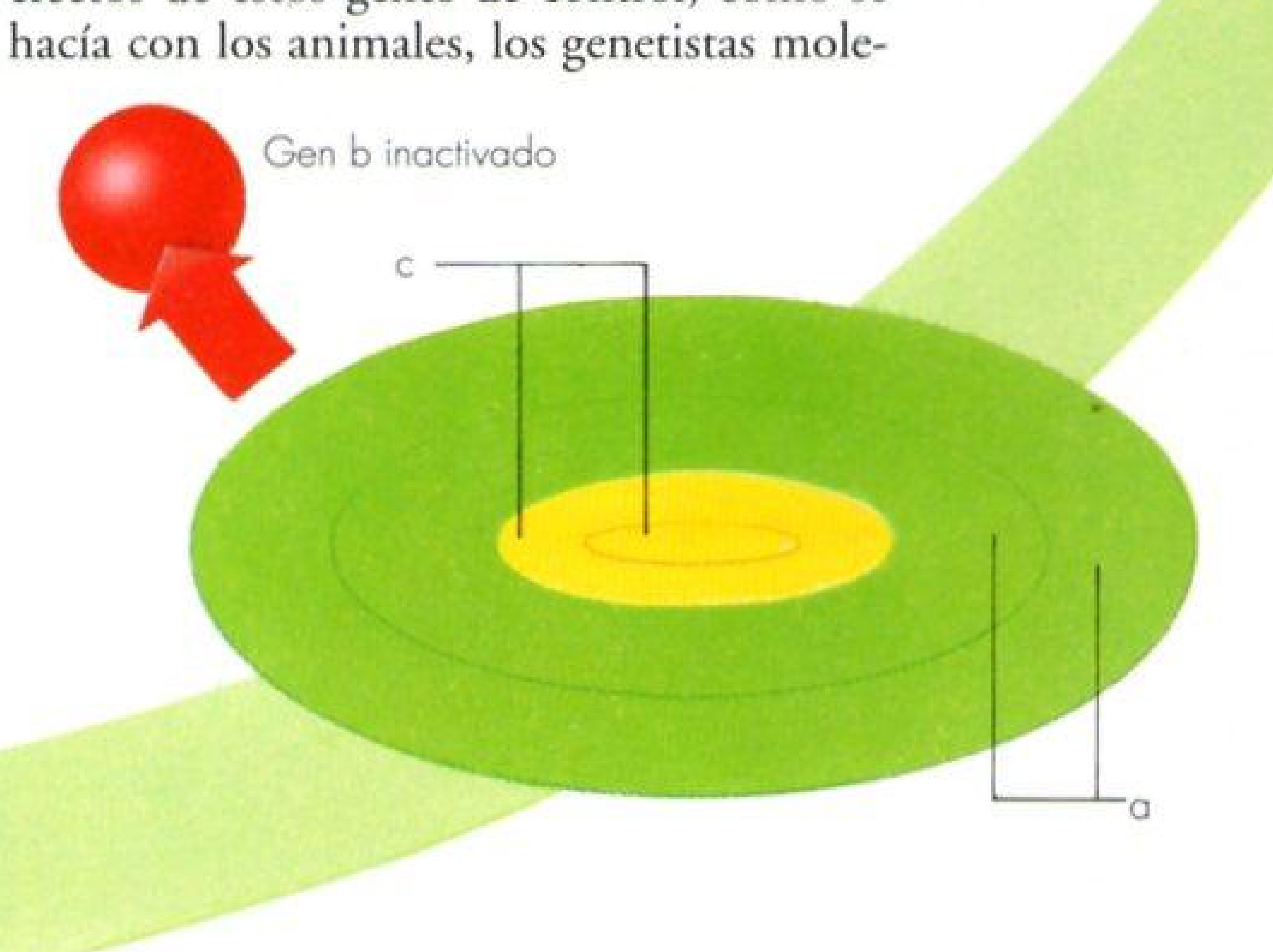
En una flor típica, con órganos masculinos y femeninos, las partes están ordenadas en cuatro verticilos. Estos verticilos son, de abajo a arriba, los sépalos, los pétalos, los estambres y los carpelos.

en cada segmento de una mosca de la fruta, se activa un tipo específico de pauta de desarrollo. Para identificar los genes que determinan esta diferenciación, los investigadores buscaron plantas mutantes con un defecto hereditario en la capacidad de floración. Aislando el gen mutante responsable de este defecto, pudieron desentrañar lo que sucede en la producción normal de flores. Se descubrió que una de las formas mutantes de *Antirrhinum* se debe a un «gen saltarín» y que, por tanto, los transposones (pp. 188-89) existen también en los eucariontes, y no sólo en los procariontes. Al gen en cuestión se le llamó *flo*. Cuando un estímulo externo lo activa, el gen *flo* inicia la transformación de un brote normal en una flor. En un mutante incapaz de responder a los estímulos con la floración se comprobó que en el gen *flo* se había introducido un transposón, que anulaba su capacidad de codificar la proteína adecuada.

Así pues, el gen *flo* es muy importante en las primeras etapas de la floración. Pero durante el desarrollo de los cuatro verticilos florales intervienen por lo menos otros tres genes, A, B y C, que se activan sucesivamente. Si sólo está activado el A, se forman sépalos; cuando se activan el A y el B, se forman pétalos; la activación simultánea de B y C da origen a los estambres; y el C solo produce los carpelos. Una simple distribución espacial de la actividad de A, B y C dará lugar a la correcta formación de todas las partes de la flor. Para desentrañar los efectos de estos genes de control, como se hacía con los animales, los genetistas moleculares se dedican a buscar plantas mutantes, que presenten una disposición anormal de las partes de la flor. Los esquemas de abajo muestran un caso concreto, en el que una simple delección de un gen da lugar a una flor que sólo tiene sépalos y carpelos.

La actividad de estos pocos genes de control que dirigen el desarrollo de las flores tiene consecuencias evolutivas de mucho alcance. En determinadas circunstancias, los cambios en la estructura de las flores pueden resultar ventajosos para la planta. Por ejemplo, en ciertas condiciones es una ventaja poseer flores hermafroditas normales (con estambres y carpelos a la vez), mientras que en condiciones distintas la selección natural puede favorecer a las plantas que posean flores masculinas (sólo estambres) y femeninas (sólo carpelos) diferenciadas.

Los genes del desarrollo pueden provocar de un solo golpe tremendas alteraciones, de enorme importancia adaptativa. Gracias a estos agentes genéticos, la selección natural pudo dar forma a los humildes ranúnculos y diseñar las deslumbrantes complejidades de una orquídea.



La desactivación de un solo gen en este brote floral hace que las células del segundo verticilo, que deberían formar pétalos, reciban sólo la señal simple correspondiente a los sépalos. Las células del tercer verticilo, que deberían formar estambres, reciben también una señal simple, que determina la formación de carpelos. El resultado es una flor mutante, con sólo sépalos y carpelos, y sin pétalos ni estambres.

Cuando una mutación perjudicial inactiva el gen central de la secuencia que controla la formación de la flor no se producen las influencias combinadas necesarias para la formación de algunas de sus partes.

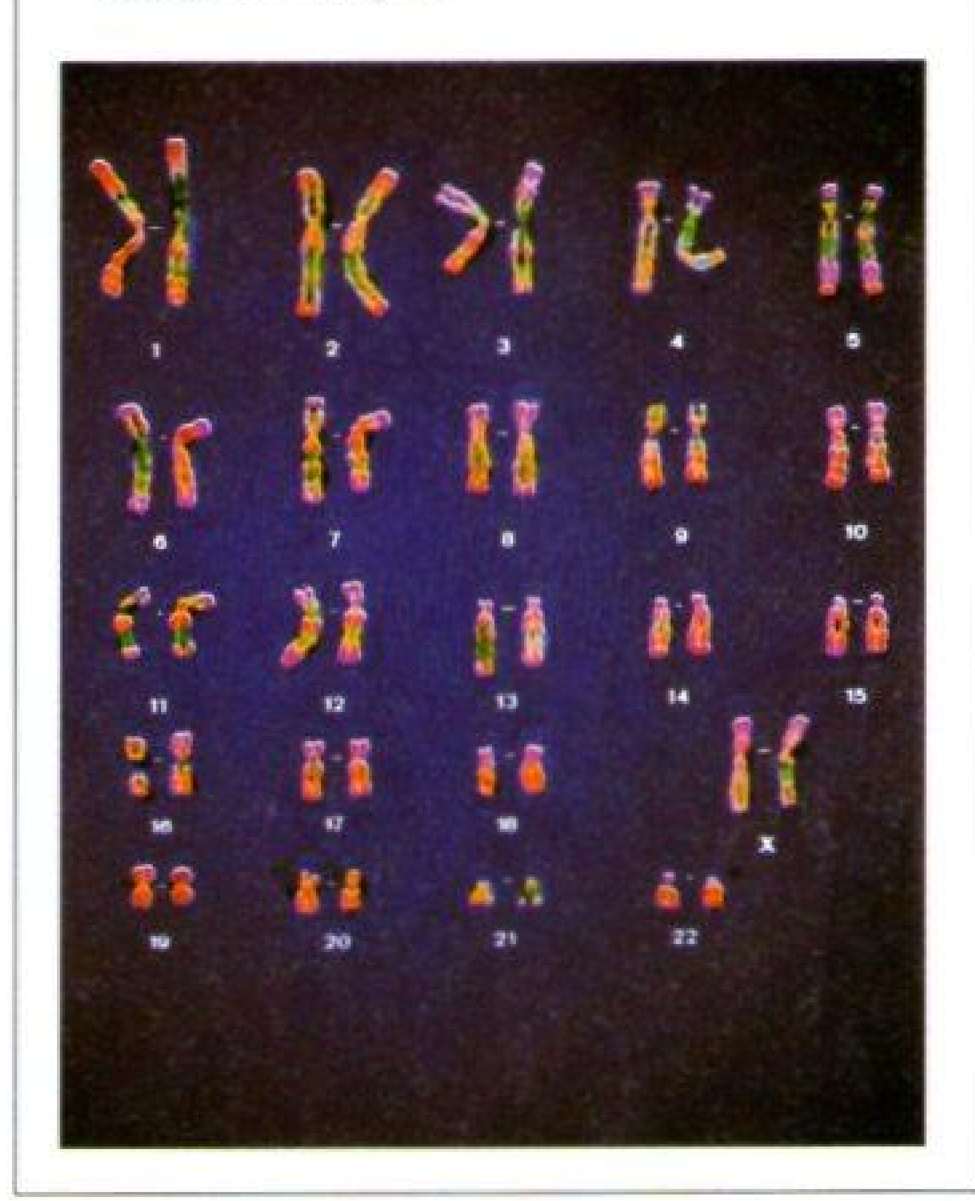
EL PROYECTO «GENOMA HUMANO»

Recientemente se ha emprendido un colosal programa internacional de investigación para determinar la secuencia completa de la dotación génica humana. Se trata de una tarea descomunal, porque nuestros 46 cromosomas contienen unos 3.000 millones de nucleótidos con sus bases. Si cada base fuera una letra y el genoma entero estuviera escrito en palabras de seis letras, dichas palabras llenarían un millón de páginas. Y todas estas páginas deben leerse sin cometer un error.

El programa Genoma Humano consta de tres fases, cada una más dificultosa que la anterior. La primera consiste en elaborar mapas genéticos, para lo cual hay que localizar en cada cromosoma los genes con funciones o efectos conocidos (por ejemplo, el gen mutado que provoca la fibrosis cística). Con esto se obtiene un mapa genético de baja resolución. En la segunda fase, mediante mapeo físico, se describen los segmentos de ADN situados entre los genes identificados del cromosoma. En 1992 se logró elaborar de este modo el mapa completo de un cromosoma humano.

La tercera fase, que constituye el objetivo final del proyecto, consiste en determinar la secuencia exacta de los 3.000 millones de bases. Esto podría conseguirse hacia 2005, y con ello los científicos podrían estudiar al detalle cada gen estructural, cada intrón y todos los demás segmentos de ADN de nuestros cromosomas, con todo lo que ello supone.

La dotación cromosómica completa de una mujer, en una micrografía con colores simulados (*abajo*).



LA EVOLUCIÓN EN NUESTRAS MANOS

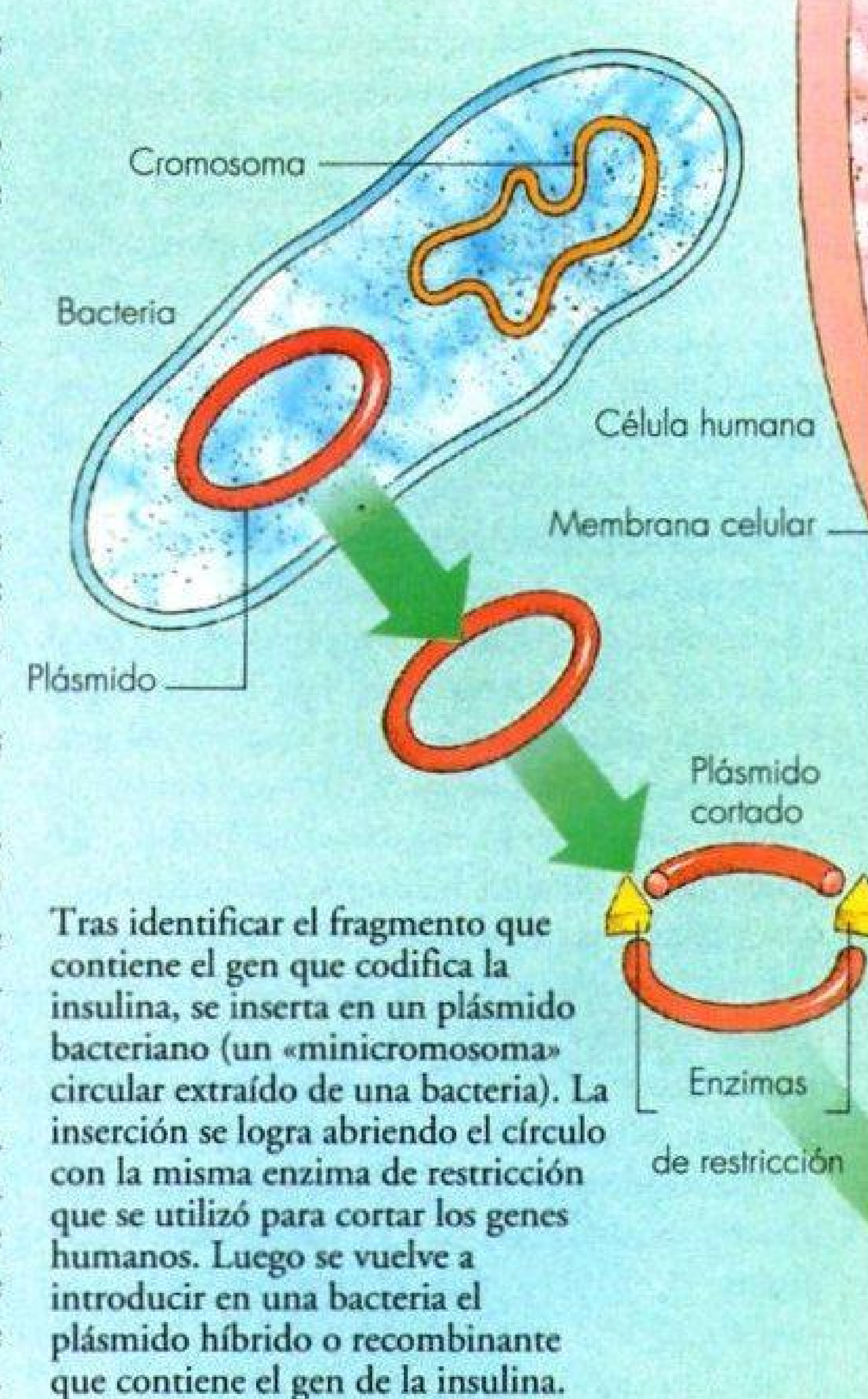
Una nueva y prometedora era se ha iniciado en los mundos gemelos de la genética y la evolución. El hecho de que los científicos puedan leer el genoma humano como si fuera una enciclopedia, y el que los genetistas puedan identificar el gen (y el producto génico) que indica a una flor dónde situar sus pétalos, significa que ahora los seres humanos pueden intervenir en el proceso molecular de evolución.

Las mismas técnicas de laboratorio que permiten a los científicos investigar los genes de un organismo pueden utilizarse, de un modo preciso y dirigido, para alterarlos. Disponemos ya del poder de alterar intencionadamente la constitución génica de una célula bacteriana, una levadura, una planta de tabaco, un ratón e incluso un ser humano.

Resulta inquietante pensar que ahora tenemos la evolución en nuestras manos como nunca antes la habíamos tenido, y que los científicos pueden, literalmente, extender sobre una mesa de laboratorio las materias primas del cambio evolutivo y manipularlas. Sin embargo, el cambio ha sido más cuantitativo que cualitativo, ya que desde el comienzo de las actividades agrícolas, hace unos 12.000 años, los seres humanos han estado manipulando los genes de otros organismos, cultivando estirpes de trigo más productivas, criando animales domesticados y creando toda clase de flores ornamentales.

La ingeniería genética constituye el ejemplo más llamativo de las nuevas tecnologías. Ahora se pueden obtener los productos concretos de organismos genéticamente manipulados, casi con la misma facilidad con que se fabrica cerveza. Todos estos productos son proteínas, y entre ellas figuran la insulina humana, la hormona del crecimiento humano, el interferón humano, el factor de la necrosis tumoral y los factores de la coagulación de la sangre humana.

Todas las proteínas citadas sos sustancias de enorme importancia médica. Unos 50 millones de personas —aproximadamente uno de cada 100 habitantes del planeta— padecen diabetes. Muchos de ellos tienen que inyectarse insulina a diario para compensar la incapacidad de su organismo para producir esta importante hormona. Hasta finales de los años ochenta, la insulina que se inyectaban procedía de páncreas de cerdo o de caballo, y sólo se diferenciaba de la insulina humana en uno o dos aminoáci-



Tras identificar el fragmento que contiene el gen que codifica la insulina, se inserta en un plásmido bacteriano (un «minicromosoma» circular extraído de una bacteria). La inserción se logra abriendo el círculo con la misma enzima de restricción que se utilizó para cortar los genes humanos. Luego se vuelve a introducir en una bacteria el plásmido híbrido o recombinante que contiene el gen de la insulina.

LA AGRICULTURA, PRECURSORA DE LA INGENIERÍA GENÉTICA

La cría selectiva —el proceso que tanto influyó en el pensamiento de Darwin, al tratarse de un análogo de la selección natural, aunque dirigido por el hombre— es un modo de alterar intencionadamente la dotación genética de una especie. Cuando los primeros agricultores del Neolítico escogieron, entre todas las plantas de una generación, las que darían las semillas para producir la generación siguiente, estaban ejerciendo una selección. Guiándose por el aspecto de las plantas, aquellos primitivos agricultores lograron provocar cambios microevolutivos dirigidos. El trigo híbrido que se utiliza para hacer pan, por ejemplo, se deriva de varias especies diferentes de gramíneas silvestres del género *Triticum*, que se han cruzado durante miles de años para obtener la combinación de características más ventajosa. En la actualidad, esta selección agrícola se practica en un grado mucho mayor, gracias a la tecnología moderna.

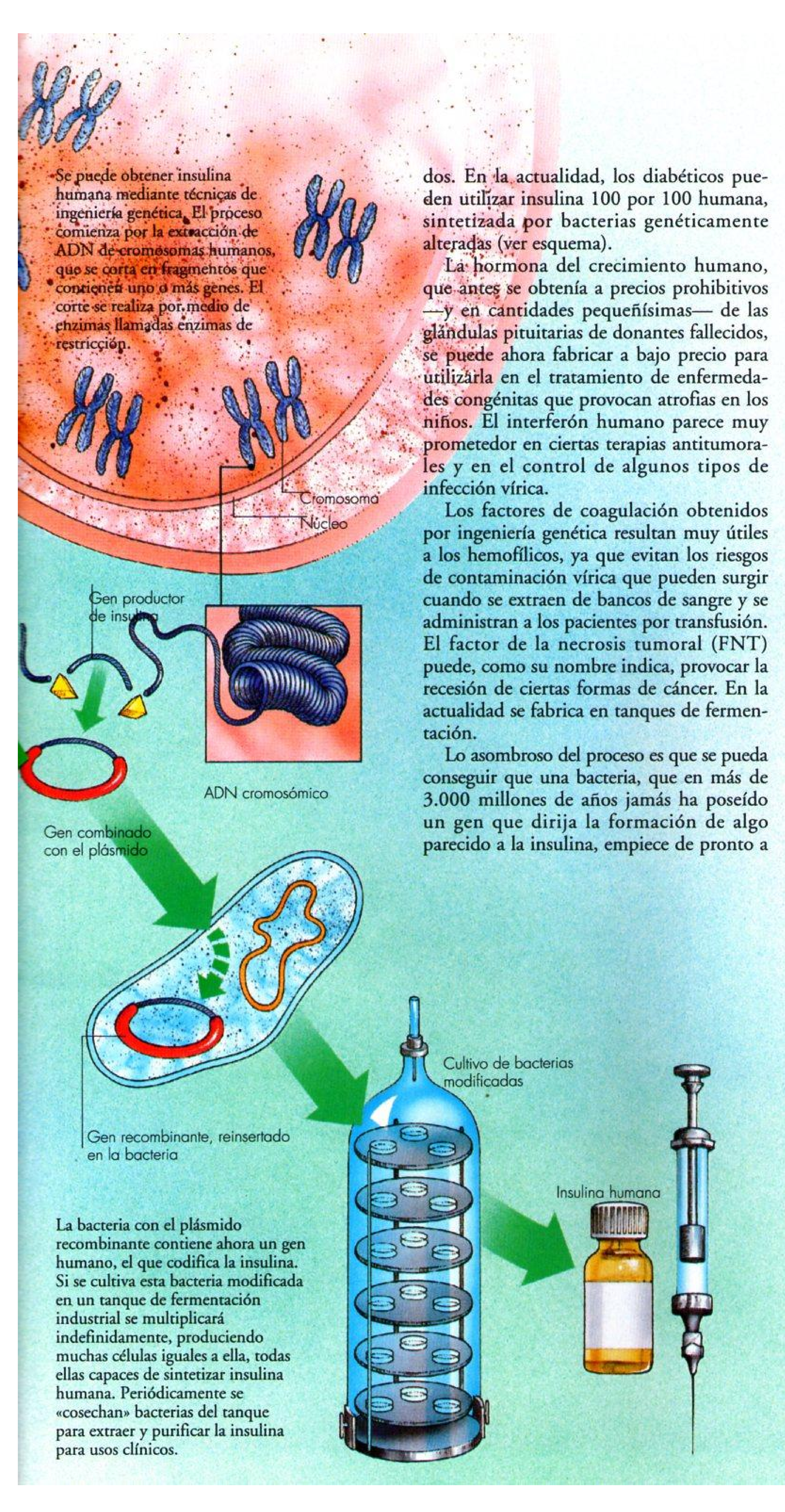
Triticum turgidum

Triticum monococcum

Triticum tauschii

Triticum searsii

Triticum aestivum (trigo de pan)



Se puede obtener insulina humana mediante técnicas de ingeniería genética. El proceso comienza por la extracción de ADN de cromosomas humanos, que se corta en fragmentos que contienen uno o más genes. El corte se realiza por medio de enzimas llamadas enzimas de restricción.

La bacteria con el plásmido recombinante contiene ahora un gen humano, el que codifica la insulina. Si se cultiva esta bacteria modificada en un tanque de fermentación industrial se multiplicará indefinidamente, produciendo muchas células iguales a ella, todas ellas capaces de sintetizar insulina humana. Periódicamente se «cosechan» bacterias del tanque para extraer y purificar la insulina para usos clínicos.

dos. En la actualidad, los diabéticos pueden utilizar insulina 100 por 100 humana, sintetizada por bacterias genéticamente alteradas (ver esquema).

La hormona del crecimiento humano, que antes se obtenía a precios prohibitivos —y en cantidades pequeñísimas— de las glándulas pituitarias de donantes fallecidos, se puede ahora fabricar a bajo precio para utilizarla en el tratamiento de enfermedades congénitas que provocan atrofias en los niños. El interferón humano parece muy prometedor en ciertas terapias antitumorales y en el control de algunos tipos de infección vírica.

Los factores de coagulación obtenidos por ingeniería genética resultan muy útiles a los hemofílicos, ya que evitan los riesgos de contaminación vírica que pueden surgir cuando se extraen de bancos de sangre y se administran a los pacientes por transfusión. El factor de la necrosis tumoral (FNT) puede, como su nombre indica, provocar la recesión de ciertas formas de cáncer. En la actualidad se fabrica en tanques de fermentación.

Lo asombroso del proceso es que se pueda conseguir que una bacteria, que en más de 3.000 millones de años jamás ha poseído un gen que dirija la formación de algo parecido a la insulina, empiece de pronto a producir insulina en un laboratorio. Se ha provocado un cortocircuito en la evolución, gracias a que los conocimientos actuales sobre el ADN y su funcionamiento permiten insertar en el ADN de un organismo un gen funcional de otro organismo.

Dicha transferencia es capaz de salvar enormes distancias biológicas. Es posible insertar genes humanos en el ADN de una bacteria, y que sigan funcionando allí, a pesar del entorno tan diferente. Su código se seguirá interpretando con precisión, y la bacteria sintetizará una proteína específicamente humana. Resulta difícil imaginar una demostración más convincente de la naturaleza unitaria de la vida en nuestro planeta. A pesar de los eones transcurridos desde que vivió el último antepasado común de la *E. coli* y el *Homo sapiens*, las células de cada uno siguen siendo capaces de interpretar los genes del otro.

En los esquemas de estas páginas se describe la mecánica de la transferencia industrial de genes. En casi todas las fases del proceso se encuentran pruebas del origen común de las maquinarias genéticas de todos los organismos. El carácter universal del código genético permite a los ingenieros genéticos insertar el gen de la insulina humana en un plásmido bacteriano, utilizando enzimas (llamadas endonucleasas de restricción) que las bacterias han desarrollado para romper el ADN de virus invasores.

Si bien los procedimientos empleados por los genetistas moleculares para cortar, extraer, identificar y transferir genes se han convertido en rutinas habituales en los laboratorios, los poderes que esto pone en nuestras manos plantean cuestiones éticas muy peliagudas. ¿Dónde se debe trazar la línea que separa las actividades consideradas éticas de las moralmente indefendibles?

Los absolutistas responderían que toda manipulación intencionada de los genes de los organismos es antinatural y potencialmente perniciosa. Se trata de una postura difícil de sostener, ya que la cría selectiva, base de la agricultura, ha venido manipulando los genes de ciertas especies desde hace miles de años. No parece razonable presentar la agricultura como algo intrínsecamente perverso, tratándose del proceso que dio origen al mundo moderno.

Se podría alegar que lo que no está bien es jugar directamente con los genes de un

organismo. Se trata ya de un tipo de actividad diferente de la simple cría selectiva, puesto que implica la introducción de genes nuevos y plantea problemas derivados de la difusión de microorganismos genéticamente alterados en hábitats naturales. No obstante, muchos opinarían que una bacteria dotada del gen de la insulina humana es un organismo beneficioso, sobre todo si puede producir una sustancia capaz de salvar vidas con más eficiencia que ningún otro método. Aun así, casi todos estarían de acuerdo con que se implantaran medidas de seguridad para evitar la introducción de estos organismos en ambientes naturales, ya que, con su constitución genética alterada, podrían desencadenar procesos de evolución microbiana potencialmente peligrosos, que dieran lugar a la aparición de nuevos organismos causantes de enfermedades.

Pero la cuestión que más controversias éticas ha provocado es la posibilidad de alterar directamente los genes de las personas. La misma tecnología genética que permite insertar un gen humano en una bacteria puede emplearse para introducir nuevos genes en células humanas. Por el momento, esta inquietante posibilidad sólo se ha abordado seriamente en el campo de la «terapia génica».

Muchas enfermedades humanas son consecuencia de trastornos genéticos. Los individuos que carecen de ciertos genes, o que los poseen mutados o inactivados, pueden padecer enfermedades congénitas, derivadas de manera inapelable de su constitución orgánica.

Muchas de estas enfermedades se pueden tratar por métodos no genéticos, que reducen los síntomas y permiten al paciente llevar una vida normal o casi normal. En enfermedades como la hemofilia A, uno de los varios tipos de trastornos congénitos y potencialmente letales en el mecanismo de coagulación de la sangre, los médicos pueden reparar la falta (o la inactividad) de un producto génico inyectándoselo al paciente. En este caso, se le inyecta una proteína llamada factor de coagulación VIII.

Sin embargo, en otras enfermedades congénitas no es posible este tipo de intervención. La fibrosis cística es un trastorno genético letal, provocado por la mutación de un gen en el cromosoma 7. El gen alterado es incapaz de dirigir la producción de una proteína imprescindible, que se encarga del transporte de los iones cloruro a través de las células que tapizan los pulmones. La consecuencia clínica es un fallo crónico y progresivo de la función pulmonar que provoca numerosas incapacidades y muertes, a pesar de la fisioterapia y los tratamientos con antibióticos.

Conociendo como se conoce la estructura del gen no mutado, ¿sería ético introducir este gen en las células de un paciente, para que su organismo pudiera sintetizar la proteína adecuada? Varias comisiones de ética médica, en diversas partes del mundo, han llegado a la conclusión de que los intentos de este tipo son admisibles, puesto que se realizan para bien del paciente.

Uno de estos intentos ha consistido en introducir el gen humano correcto en un virus no pernicioso, que a continuación se hace inhalar al paciente por medio de un rociador. Con ello se pretende que el virus infecte las células de los pulmones, introduciendo en ellas el gen junto con su ADN. Entonces el gen podría iniciar la producción de la proteína correcta y se podría llevar a cabo el transporte normal de cloruro. En estos casos, los riesgos que conlleva la manipulación de los genes de un paciente deben sopesarse contra la certeza de una enfermedad dolorosa y terminal, en caso de no llevarse a cabo la intervención.

Un aspecto importante de la valoración ética es el hecho de que la alteración vírica de los genes de las células pulmonares no altera la dotación genética de los óvulos o espermatozoides del paciente. Es decir, los cambios genéticos introducidos no se transmitirán a las siguientes generaciones. Sin embargo, se podrían provocar alteraciones que sí se transmitieran.

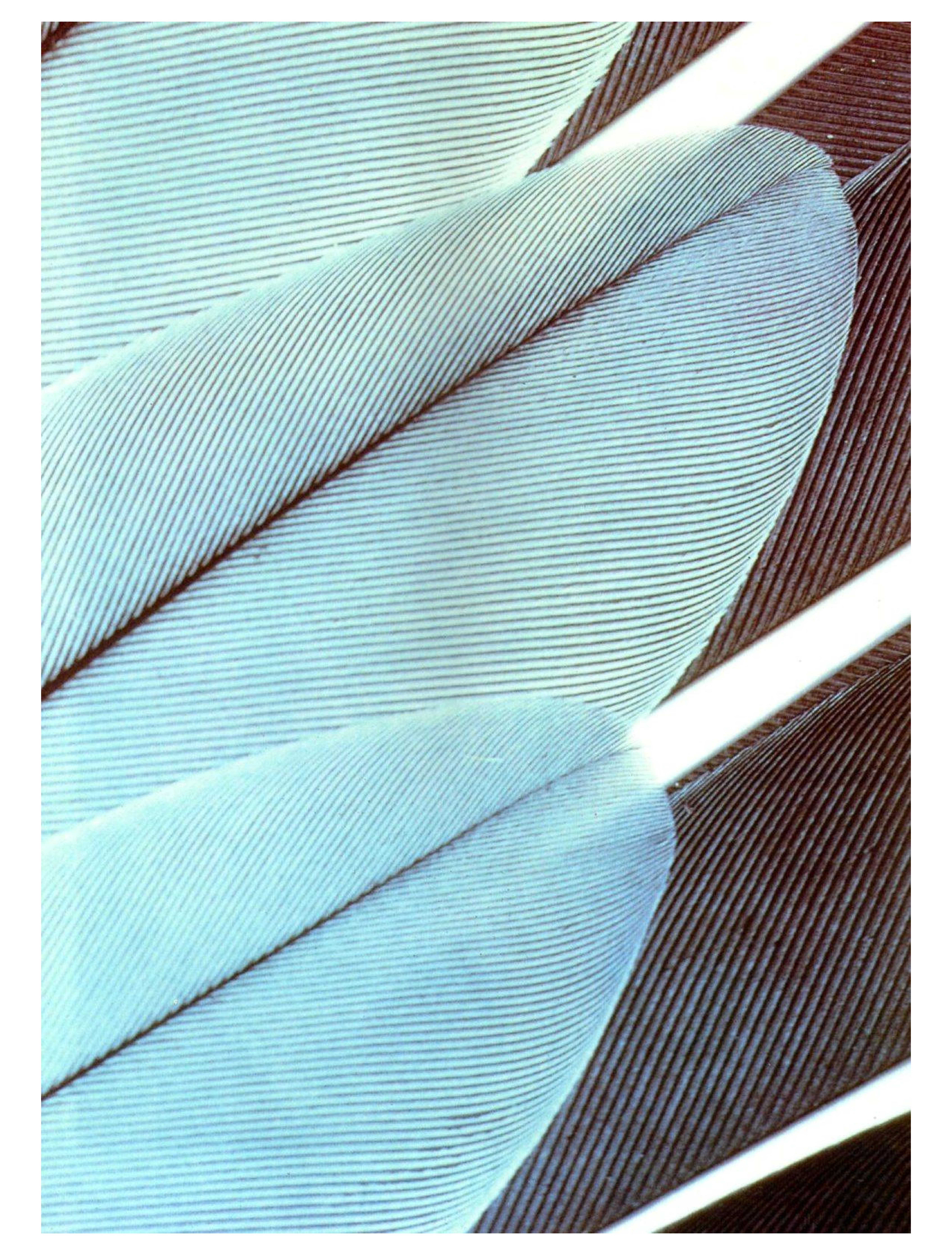
En las primeras etapas del embarazo se pueden extraer unas cuantas células del feto —o de las partes de la placenta formadas por células fetales— y examinarlas en busca de anormalidades genéticas. En determinadas circunstancias, cuando se descubre un trastorno congénito y la prognosis es adversa, se puede esgrimir la evidencia genética para plantear la interrupción del embarazo.

Algunos médicos han argumentado que si se pudieran detectar anormalidades genéticas en fases tan tempranas, lo más ético sería recurrir a la terapia génica para corregir el defecto y no matar al embrión. Con esta terapia, los pacientes curados transmitirían a sus hijos los genes introducidos. En el momento presente —comienzos de los noventa—, este tipo de terapia aún no cuenta con demasiadas probabilidades de éxito, pero ya se sabe casi con exactitud cuál sería el procedimiento, y conviene plantear ya los problemas éticos antes de llevarlo a la práctica.

En el siglo pasado, Darwin y Mendel iniciaron el estudio de los fenómenos de la herencia y la evolución. A mediados del siglo XX, Watson y Crick revelaron al mundo científico la mecánica de estos procesos. En la actualidad, a las puertas del siglo XXI, estas piedras angulares del conocimiento humano han puesto en nuestras manos la capacidad, no ya de comprender la evolución, sino de dirigirla. Las decisiones que tomemos con respecto a esta capacidad tienen tanta trascendencia como las relativas a nuestra capacidad de destruir el medio ambiente del planeta o las referentes al uso y abuso de la energía nuclear. Confiemos en que las decisiones cruciales acerca de la evolución dirigida se tomen con humildad y sabiduría.

El mundo se enfrenta con un nuevo dilema moral y científico. En la actualidad es técnicamente posible alterar con precisión los genes de cualquier organismo, incluso los de un ser humano.
La imagen compuesta de la derecha simboliza este dilema. En ella aparece un bebé —un individuo nuevo y genéticamente único— rodeado de cromosomas, portadores de los genes que hacen que el bebé sea lo que es. Las manchas amarillas de algunos cromosomas son genes individuales, iluminados por medio de las llamadas sondas de ADN.
Sobre la imagen del bebé se ha superpuesto la asombrosa molécula del ADN, que dirigió y definió su desarrollo. En la actualidad es posible manipular y alterar dicha molécula, alterando los genes del niño, su cuerpo y los caracteres hereditarios que transmitirá a sus descendientes. Tenemos en nuestras manos una parte del proceso evolutivo. Confiemos en que un poder tan abrumador se utilice con la máxima prudencia.





GLOSARIO

Las palabras en **negrita** indican que existe una entrada aparte sobre el tema.

Adaptación

Modificación de la estructura, fisiología, desarrollo o conducta de un organismo, que le capacita mejor para su modo de vida: por ejemplo, para vivir en un cierto ambiente o aprovechar ciertos alimentos. Estas alteraciones se deben a la selección natural, que actúa sobre las variaciones naturales en las poblaciones de organismos.

Mediante este proceso, se va probando el efecto positivo o negativo de las diferentes variaciones de una especie, con respecto a la supervivencia y éxito reproductivo de los individuos.

ADN

El ácido desoxirribonucleico o ADN es una molécula larga, en la que casi todos los organismos almacenan su información genética.

La molécula de ADN es una doble hélice, formada por dos filamentos helicoidales, conectados por **bases** de nucleótidos. La secuencia completa de bases, organizadas en **tripletes**, constituye el **código genético**. El ADN se encuentra en los **cromosomas** circulares de las células bacterianas, en los cromosomas del **núcleo** de las células animales y vegetales y en algunos **orgánulos**, como las **mitocondrias** y los **cloroplastos**.

Aerobio

Se dice de un organismo o un proceso metabólico —como la respiración— que necesita oxígeno.

Alopátrica

Distribución geográfica de dos especies sin ningún solapamiento. Suele aplicarse a especies o subespecies con parentesco muy próximo. El término opuesto es **simpátrica**.

Altruismo

Comportamiento que resulta ventajoso para otros. Lo manifiestan los individuos que parecen renunciar a ciertas ventajas inmediatas (como la obtención de alimento o la posibilidad de reproducirse) para que otros puedan beneficiarse. Este tipo de altruimo suele darse entre individuos emparentados, que poseen constituciones genéticas casi idénticas. En realidad, suele tratarse de una estrategia adaptativa: el individuo altruista consigue así que se transmitan a la siguiente generación más genes idénticos a los suyos que los que se transmitirían si se comportara egoístamente.

Por ejemplo, en las colonias de abejarucos, los individuos jóvenes tienen más posibilidades de asegurarse la supervivencia de sus genes si ayudan a sus padres a reproducirse que si intentan reproducirse ellos mismos.

Aminoácido

Una de las 20 moléculas (glicocola, leucina, metionina, etc.) que se unen en largas secuencias para formar **proteínas**. La secuencia de aminoácidos de una proteína concreta está determinada por las secuencias de **bases** de nucleótidos que forman el **código genético** de su **ADN**.

En la naturaleza existen otros muchos aminoácidos que no suelen participar en la formación de proteínas: por ejemplo, algunas de las toxinas generadas por las plantas para disuadir a los herbívoros.

Ammonites

Antepasados de los pulpos y calamares, que se extinguieron a finales del período Cretácico. Tenían conchas divididas en cámaras y, por lo general, enrolladas en espiral.

Anaerobio

Organismo o proceso metabólico —como la fermentación de las levaduras— que no necesita oxígeno.

Anagénesis

Transformación gradual de una especie en otra, por acumulación de **cambios adaptativos**.

Es uno de los dos procesos básicos por los que puede evolucionar una especie; el otro es la **cladogénesis**.

Aptitud

Medida del éxito reproductivo total de un individuo. Las **mutaciones** genéticas pueden facilitar o dificultar dicho éxito. Un organismo que consiga engendrar numerosos descendientes tiene un mayor grado de aptitud que el que engendra menos.

ARN

El ácido ribonucleico o ARN es un pariente cercano del **ADN**. Existen tres tipos de ARN: mensajero, ribosómico y de transferencia.

El ARN mensajero (ARNm) es un ácido nucleico de un solo filamento, que se forma como copia de trabajo del **código genético** de un gen de ADN. A continuación, el ARNm se desplaza a un **ribosoma** de la célula (compuesto por ARN ribosómico y **proteínas**), donde se utiliza su información para sintetizar una proteína. En este proceso, el ARN de transferencia (ARNt) introduce los **aminoácidos** individuales. Los mensajes del código genético del ARNm se traducen en una secuencia de aminoácidos en la molécula de proteína.

Arquibacterias

Reino formado por bacterias especializadas, que prosperan en hábitats con condiciones extremas (por ejemplo, de alta temperatura o salinidad). Todas las demás bacterias pertenecen al reino **Eubacterias**.

Artrópodo

Animal perteneciente al ***filum*** Artrópodos, que incluye insectos, crustáceos, arácnidos y miriápodos.

Átomo

Unidad básica e indivisible de la materia. Los átomos se presentan en una serie de formas, llamadas elementos, desde el más hidrógeno, que es el más ligero, al uranio, que es el elemento natural más pesado.

Cada átomo, sea del elemento que sea, se compone a su vez de un núcleo central con carga positiva y un conjunto de elec-

trones con carga negativa que giran en órbitas alrededor del núcleo.

En los átomos normales de un elemento, existe igual número de protones con carga positiva y electrones negativos, con lo que el átomo en conjunto es neutro. Mediante interacciones electrónicas, los átomos pueden combinarse para formar **moléculas**. Dichas interacciones electrónicas se llaman enlaces químicos.

ATP
Adenosina trifosfato, **molécula** orgánica de alta energía que utilizan las células de casi todos los organismos para impulsar reacciones químicas que precisan energía.

Durante la respiración celular, se añade un nuevo grupo fosfato al ADP (adenosina difosfato), por medio de un enlace químico de alta energía, formándose ATP. Cuando se utiliza la energía de este enlace en una reacción metabólica, el ATP vuelve a convertirse en ADP. En las células de los organismos **aerobios**, el ATP se forma en orgánulos llamados **mitocondrias**.

Bacteriófago
Abreviadamente, «fago». Un tipo de virus especializado, que sólo puede reproducirse en el interior de células bacterianas.

Base
Las bases de los nucleótidos —adenina, guanina, timina y citosina— son **moléculas** esenciales en la estructura del **ADN**. Al formarse la doble hélice del ADN, las bases forman puentes emparejándose con las del otro filamento. La adenina siempre se empareja con la timina, y la guanina con la citosina. El **código genético** está formado por secuencias de tres pares de bases, o tripletes; cada triplete codifica un aminoácido concreto. En la síntesis de **ARN**, la timina se sustituye por uracilo.

Bivalvo
Molusco con caparazón formado por dos mitades (valvas), como las almejas, los mejillones y las ostras.

Braquiópodo
Invertebrado marino con concha de dos valvas, que superficialmente se parece a los moluscos bivalvos, pero que en realidad pertenece a un ***filum*** diferente. Hace millones de años existían numerosas especies de braquiópodos, pero en la actualidad sólo sobreviven unas pocas.

Calcáreo, a
Cualquier estructura rocosa u orgánica formada —o reforzada— por carbonato cálcico u otras sales de calcio. La calcita, la creta y el mármol son rocas calcáreas. También son calcáreos los caparazones y **exoesqueletos** de organismos como los **moluscos**, los **braquiópodos** y los **equinodermos**, y los dientes y huesos de los animales vertebrados.

Cambio adaptativo
Alteración concreta y ventajosa en la organización, metabolismo o comportamiento de un organismo.

Cámbrico
Ver **tiempo geológico**.

Carácter
Un aspecto concreto de la organización de un organismo. Los caracteres controlados genéticamente, como el color del plumaje de las aves, son hereditarios y están sometidos a selección.

Característica
Ver **carácter**.

Carbonífero
Ver **tiempo geológico**.

Carbono
Elemento esencial para la construcción de las **moléculas** orgánicas de las que se componen los seres vivos. Cada **átomo** de carbono puede establecer enlaces químicos hasta con otros cuatro átomos, incluyendo otros átomos de carbono. El dióxido de carbono, la glucosa y la urea son compuestos de carbono; la estructura básica de moléculas complejas como el almidón, el **ADN** y las **proteínas** está formada por largas cadenas de átomos de carbono.

Cariotipo
Descripción del conjunto de **cromosomas** de cada célula de un organismo. El cariotipo incluye información acerca del número de cromosomas y sus formas y longitudes relativas.

Celentéreo
Invertebrado perteneciente al ***filum*** Coelenterata, que incluye animales como las anémonas de mar, las medusas y los corales. Todos los celentéreos tienen un diseño corporal sencillo, con sólo dos capas celulares principales. Se sabe que han existido desde antes del **Cámbrico**, por lo que debió ser uno de los primeros grupos de animales pluricelulares.

Celulosa
Compuesto formado por muchas moléculas de glucosa, que casi todos los vegetales utilizan para formar la pared externa de sus células. Se trata del principal material estructural de las plantas y es una de las **moléculas** orgánicas más abundantes en la Tierra.

Ciclo vital
Serie de fases por las que debe pasar una especie en su vida para progresar desde una fase de una generación a la misma fase de la generación siguiente.

Los ciclos vitales pueden incluir fases larvarias, como las orugas y los renacuajos, así como fases alternantes de reproducción sexual y asexual.

Cladística
Análisis de la historia evolutiva de grupos de organismos, basado en la diferenciación sucesiva de especies. El orden se puede deducir determinando cuáles son los caracteres primitivos de cada especie y cuáles son caracteres derivados.

Una premisa fundamental de la cladística es que los caracteres derivados comunes a numerosas especies indican una ascendencia común, mientras que los caracteres primitivos comunes no.

Cladogénesis
Proceso por el que una especie se divide en, por lo menos, dos especies nuevas. Ver también **anagénesis**.

Clase
Nivel de clasificación de los seres vivos. Casi todos los ***fila***, compuestos por organismos con un mismo diseño corporal, se dividen en varias clases.

El ***filum*** Moluscos, por ejemplo, comprende varias clases: los Cefalópodos (pulpos y calamares), los Gasterópodos (caracoles y babosas) y los Lamelibranquios (bivalvos, como los mejillones y las almejas).

Clasificación
Ordenación de las especies en una jerarquía de categorías sin solapamientos, cada vez más incluyentes. La **especie** es el único

nivel natural «autodefinido» en esta jerarquía.

Las especies se agrupan en **géneros**, los géneros en **familias**, las familias en **órdenes**, los órdenes en **clases** y las clases en ***fila***. Por último, los *fila* se agrupan en reinos, que son las categorías de mayor escala. Existen tres reinos de organismos pluricelulares —animales, vegetales y hongos— y dos de formas bacterianas.

Clon

Organismo formado por reproducción asexual. Todos los organismos clónicos son genéticamente idénticos a su progenitor.

Las yemas que se forman en los costados de una hidra de agua dulce son clones, lo mismo que los brotes que crecen al extremo de los estolones de una planta de fresa.

Clorofila

Pigmento verde que contiene magnesio y que las plantas utilizan para captar la energía solar y utilizarla en la **fotosíntesis**.

Cloroplasto

Orgánulo de las células vegetales que contiene **clorofila** y en el que se lleva a cabo la **fotosíntesis**.

Código genético

La información sobre la herencia contenida en los **genes** de un organismo está codificada en un idioma cuyas «palabras» están formadas por las cuatro bases de nucleótidos del **ADN** agrupadas en 64 **tripletes** o grupos de tres bases.

El código de todos los seres vivos se refiere a la síntesis de **proteínas**. De las 64 «palabras» posibles, todas menos tres codifican alguno de los 20 aminoácidos que las células utilizan para construir proteínas (un mismo aminoácido puede estar codificado hasta por seis palabras diferentes). Las tres palabras restantes son «señales de parada», que indican que se ha llegado al final de un gen estructural.

Coevolución

Historia evolutiva conjunta de dos especies o grupos de organismos cuyo modo de vida exige una intensa y predecible interacción mutua. Cada especie se convierte en una parte importante del medio ambiente de la otra y, como consecuencia, las dos especies desarrollan adaptaciones recíprocas.

La higuera y la avispa de las higueras, por ejemplo, han coevolucionado hasta el punto en que ninguna de ellas podría existir ya sin la otra. La higuera tiene que ser polinizada por la avispa y ésta necesita poner sus huevos en el fruto de la higuera.

Las tendencias coevolutivas son frecuentes en especies que mantienen una relación parásito/huésped, y en las que forman asociaciones simbióticas. Una asociación de este tipo es la que mantienen los termes con los microorganismos que viven en su intestino y que digieren la celulosa.

Colonia

Conjunto de organismos de la misma especie que viven juntos en el mismo lugar. Si se reúnen para procrear, forman una colonia de cría. Si existe una conexión física entre los diferentes organismos individuales —como ocurre, por ejemplo, con los pólipos de un coral—, la colonia forma un «superorganismo».

Competencia

En cada ambiente concreto, los organismos que lo habitan compiten por los recursos existentes. La competencia puede darse entre miembros de la misma especie o entre diferentes especies y puede consistir en enfrentamientos directos por un determinado recurso, como la comida, la luz, el agua, el espacio vital, los lugares de anidamiento o una pareja sexual.

También los efectos indirectos de la eliminación de estos recursos pueden causar competencia. Por ejemplo, si los estorninos ocupan casi todos los agujeros en los árboles, quedarán muy pocos para que aniden otras especies y eso provocará competencia.

Comportamiento

Proceso por el que los seres vivos se relacionan con el mundo que los rodea: la búsqueda de alimento, la locomoción y la reproducción son formas de comportamiento.

El término se puede emplear para describir movimientos o actividades de todo el organismo o de partes de él. Las formas de comportamiento más complejas y rápidas se dan entre los animales. Las plantas, por lo general, presentan unas pautas de comportamiento más simples y lentas.

Comunidad

El conjunto de especies que conviven en un determinado hábitat. Por lo general, la comunidad incluye especies de todos los niveles principales de un sistema ecológico: productores primarios fotosintéticos (generalmente, plantas verdes), herbívoros, carnívoros y descomponedores.

Cordado

Miembro del ***fílum*** Chordata, que incluye todos los animales que poseen notocordio (un órgano de sostén) en alguna etapa de su desarrollo. El ***fílum*** incluye todos los vertebrados y algunos grupos más primitivos, como los tunicados y los anfioxos.

Cretácico

Ver **tiempo geológico**.

Cromosoma

Cuerpo microscópico formado por **proteína** y **ADN** en forma de **genes**. En las células de los animales y plantas **eucariontes**, los cromosomas se encuentran a pares en el **núcleo**. En cada par, un cromosoma procede del padre y el otro de la madre. Pero en las células de los **procariontes**, como las bacterias y las algas verde-azuladas, sólo existe un único cromosoma circular.

Cada especie de eucarionte posee un número fijo de cromosomas; en la especie humana son 23 pares. La organización del cromosoma permite copiar sus genes durante la **mitosis**, para que cada célula hija reciba una dotación completa.

Cuaternario

Ver **tiempo geológico**.

Deriva continental

Desplazamiento gradual de las masas continentales, debido al movimiento de las placas tectónicas que forman la corteza terrestre. La deriva ha provocado espectaculares alteraciones en la forma de los continentes, que han influido en el curso de la evolución.

Devónico

Ver **tiempo geológico**.

Dicotiledónea

Planta con flores cuyas semillas tienen dos hojas embrionarias o cotiledones. El grupo incluye plantas tan diversas como las margaritas, las coles y las encinas.

Diferenciación

Proceso por el que se producen diferentes tipos de células especializadas en los organismos pluricelulares. Todas las células del cuerpo descienden en último término de un único **zigoto** y, por tanto, poseen la misma dotación cromosómica.

Dióxido de carbono

Compuesto que existe en pequeñas cantidades en la atmósfera terrestre. Lo producen todos los organismos con respiración **aerobia** y lo utilizan las plantas fotosintéticas como fuente de carbono.

Diploide

Que posee una dotación doble de **cromosomas**. En los núcleos de las células diploides, los cromosomas están agrupados en pares. En cada par, uno de los cromosomas procede en último término del progenitor masculino del organismo y el otro de su progenitor femenino. De las células u organismos que poseen esta ordenación de los cromosomas en pares se dice que tienen una constitución genética diploide.

Cada especie tiene un número diploide de cromosomas, que se designa como 2N. En la especie humana, por ejemplo, 2N = 46.

Diseño corporal

El esquema estructural de un determinado grupo de organismos. El concepto permite a los estudiosos de la evolución seguir las modificaciones aparecidas en la estructura básica de un grupo por efecto de los **cambios adaptativos**.

Por ejemplo, los componentes básicos del diseño corporal de los **moluscos**, como la rádula, la concha y el pie muscular, se han modificado dando lugar a animales aparentemente tan diferentes como los calamares y los caracoles.

Diversidad

La gama de variaciones en la forma del cuerpo —u otros caracteres— en un grupo de especies emparentadas.

Ediacario

Período final del **Precámbrico**, representado por un conjunto de animales fósiles encontrados en los montes Ediacara de Australia.

Los fósiles del Ediacario corresponden a animales pluricelulares, de cuerpo blando y sin esqueleto. Puede que se tratara de celentéreos primitivos o que pertenecieran a un grupo afín, aunque también pudieron ser primeros experimentos de organización multicelular, que no prosperaron.

Efecto fundador

Mecanismo hipotético que explicaría por qué la composición genética de una nueva población escindida difiere de la de la población original. Si los fundadores de la nueva población son pocos, existe la posibilidad de que posean un subconjunto no representativo del **fondo genético** total de la población original. Al reproducirse, la pauta de frecuencias génicas en la nueva población será diferente de la original.

Endogamia

Proceso de continuos cruzamientos entre los descendientes de un pequeño grupo de organismos, generalmente aislado. La endogamia suele dar como resultado un aumento de la similitud genética entre los individuos del grupo, ya que no se introducen nuevos genes.

Enzima

Proteína que facilita o acelera una reacción química concreta en un organismo. Por ejemplo, la enzima tripsina, segregada por el intestino, digiere las proteínas de los alimentos.

Eoceno

Ver **tiempo geológico**.

Equilibrio puntuado

Teoría acerca del ritmo de los cambios evolutivos, que sostiene que gran parte de la evolución consiste en largos períodos de estancamiento evolutivo, durante los cuales apenas se producen cambios, entre los que se intercalan «puntuaciones», o períodos de cambios evolutivos rápidos.

Equinodermo

Invertebrado perteneciente al ***filum*** Echinodermata, formado por animales marinos, que incluye a las holoturias, los erizos de mar, los crinoideos, las estrellas de mar y las ofiuras.

Especiación

Proceso de formación de nuevas especies.

Especie

El principal nivel jerárquico en los diversos sistemas de **clasificación**. La especie es el único nivel natural y «autodefinido» en todas las clasificaciones. Los individuos de una especie pueden cruzarse unos con otros para engendrar desdendencia fértil, pero por lo general no pueden cruzarse con individuos de otras especies.

Cada especie se designa con un nombre en latín que consta de dos partes: la primera palabra define el **género**, y la segunda la especie concreta. Así, *Bellis perennis* (la margarita común) es una especie perteneciente al género *Bellis.*

Estromatolitos

Fósiles del **Precámbrico**, con más de 3.000 millones de años de antigüedad, que constituyen una de las evidencias más antiguas de vida sobre la Tierra. Los estromatolitos son montículos rocosos formados por capas de microorganismos semejantes a algas verde-azuladas y sedimentos que forman masas compactas.

Eubacterias

Reino formado por las bacterias «normales» (en contraposición con las **arquibacterias**). Muchas de ellas actúan como descomponedores en hábitats acuáticos y terrestres o son agentes causantes de enfermedades.

Eucarionte

Animal, planta u hongo formado por células que poseen núcleo. En el núcleo hay dos conjuntos homólogos de **cromosomas** que contienen el **genoma** del organismo. En el interior de una célula eucariótica hay varios **orgánulos** que desempeñan diferentes funciones, como las **mitocondrias**, los **ribosomas** y —en las células vegetales— los **cloroplastos**.

Evolución convergente

Proceso por el que dos o más líneas independientes de desarrollo evolutivo dan resultados finales de aspecto similar.

Cuando diferentes grupos de organismos se ven sometidos a las mismas **presiones selectivas**, tienden a desarrollar diseños corporales semejantes. Una forma hidrodinámica, por ejemplo, resulta muy conveniente para los organismos que nadan bajo el agua, porque ahorra energía.

Como consecuencia, los tiburones, los delfines y los ya extinguidos ictiosaurios, animales pertenecientes a grupos no emparentados, desarrollaron formas hidrodinámicas muy semejantes.

Evolución gradual
La que se produce por acumulación gradual de **mutaciones adaptativas**. Este modelo se contrapone al de **equilibrio puntuado**.

Evolución paralela
La que da lugar a pautas similares de desarrollo en grupos de especies no emparentados. Un ejemplo es la **evolución convergente** de caracteres específicos, debido a limitaciones de diseño. Otro es la creación de especies con rasgos similares que ocupan nichos especializados en ambientes comparables.

Exoesqueleto
El esqueleto externo que poseen los animales de muchos grupos de invertebrados. Por ejemplo, la cubierta dura de casi todos los crustáceos e insectos.

Exón
Una sección del ADN de un **gen** que contiene el código para la fabricación de una secuencia específica de **aminoácidos**. En muchos genes, entre los exones que codifican los aminoácidos de toda una **molécula de proteína** hay intercalados segmentos no codificadores, que se llaman **intrones**.

Extinción
La desaparición de toda una especie. Cuando la tasa de mortalidad de sus individuos es superior a la de natalidad durante un período suficientemente largo, la especie acaba por extinguirse. Las especies pueden desaparecer también porque evolucionan, transformándose en una especie diferente o escindiéndose en dos o más especies nuevas.

Familia
Uno de los niveles intermedios en la **clasificación** de los organismos, formado por un conjunto de **géneros** emparentados. Por ejemplo, los leones, tigres y gatos pertenecen a la familia Félidos.

Fecundación
La fusión de dos células sexuales para producir un huevo fecundado, a partir del cual se desarrolla un nuevo organismo. Las células sexuales son **haploides** —contienen un solo juego de **cromosomas**— y al combinarse forman una célula **diploide**, con una dotación cromosómica completa (doble).

En los animales complejos, la fecundación se lleva a cabo cuando un espermatozoide —célula masculina móvil— se fusiona con un óvulo femenino. En las plantas superiores, la fecundación consiste en la fusión del grano de polen con el óvulo.

Fenética
Forma de **clasificación** de los seres vivos basada exclusivamente en similitudes y diferencias estructurales.

Fenotipo
La constitución física real de un organismo. En parte está determinado por la acción de los **genes** del organismo —el **genotipo**— durante el desarrollo, y en parte por factores externos, como los cambios ambientales y la disponibilidad de alimentos.

Feromona
Sustancia química emitida por un animal como señal, por lo general dirigida a otros miembros de su misma especie. Estas señales pueden estar relacionadas con la búsqueda de alimentos o con la reproducción sexual.

Filogenética
Forma de **clasificación** de los seres vivos basada en la filogenia, o historia evolutiva, de los organismos.

Filum **(pl. *fila*)**
Categoría de nivel superior en la **clasificación** de los organismos. Un *filum* incluye a todos los organismos con una organización corporal característica y diferente de la de los demás *fila*.

Floema
Sistema vascular de las plantas, que transporta azúcares y otros productos de la **fotosíntesis** a todo el organismo. Ver también **xilema**.

Flujo génico
Movimiento de genes a través de las poblaciones de una **especie**, debido a la reproducción sexual. De hecho, puede definirse la especie como el conjunto de organismos entre los que puede darse flujo génico. Cualquier perturbación del flujo génico entre distintas partes de una población puede dar lugar a una diferenciación genética y, en último término, a la creación de nuevas especies.

Fondo común de genes
La gama completa de variantes génicas en una población o en toda una especie. Una descripción completa del fondo común de genes debería indicar todas las variantes de cada gen y su abundancia relativa.

Fósil
Restos petrificados o huellas de un organismo, conservados en rocas sedimentarias. Las partes duras y resistentes, como los dientes, escamas y huesos, fosilizan con más facilidad que las partes blandas de los organismos. Por esta razón, existen muchos más fósiles de organismos con partes duras que de organismos de cuerpo blando, como las medusas.

Fotosíntesis
Producción de hidratos de carbono a partir de dióxido de carbono y agua, utilizando la energía solar captada por un pigmento, la **clorofila**. Este proceso metabólico lo llevan a cabo las plantas **eucariontes**, las algas verde-azuladas y las bacterias fotosintéticas.

Gameto
Célula sexual, con una dotación cromosómica **haploide** (un solo juego de **cromosomas**). Casi todos los animales producen gametos diferenciados: espermatozoides en los machos y óvulos en las hembras, que se fusionan durante la **fecundación**. Algunas algas y hongos tienen gametos con aspecto similar, aunque con genes sexualmente diferenciados.

Gametofito
La parte de la planta que se desarrolla en un estado particular de su **ciclo vital** y que lleva órganos sexuales masculinos y femeninos. Estos órganos producen células sexuales o **gametos**, que son **haploides** (con un solo juego de cromosomas).
El gametofito puede ser una planta diferenciada, como el prótalo de los helechos, o un simple conjunto de tejidos, como sucede en las plantas con flores.

Gen
Segmento funcional del **ADN** del **núcleo** de una célula.
Cada gen contiene la información necesaria para construir una **proteína** concreta.
Los genes son hereditarios y se transmiten de generación en generación.

Gen dominante
Aquel cuyos efectos sobre el **fenotipo** o constitución física de un organismo dominan sobre los de su forma alternativa, el llamado **gen recesivo**, cuando ambos aparecen a la vez en puntos equivalentes de los cromosomas homólogos.
Por ejemplo, el gen humano de los ojos pardos es dominante con respecto al de los ojos azules, que es recesivo. Cuando los dos se presentan a la vez, el color pardo predomina.

Gen estructural
Gen que codifica una **proteína** estructural o una **enzima**.

Gen recesivo
Un gen que tiene poco efecto sobre el **fenotipo** de un organismo cuando se presenta al mismo tiempo que la forma **dominante** del mismo gen. Los efectos de un gen recesivo, como el que determina los ojos azules en los seres humanos, sólo se manifiestan cuando se presenta por partida doble, es decir, cuando los dos **cromosomas** de un par llevan el mismo gen recesivo.

Gen saltarín
Ver **transposón**.

Género
Conjunto de especies estrechamente emparentadas. La primera parte del nombre científico de una especie corresponde al género. Por ejemplo, el *Homo sapiens* es una especie perteneciente al género *Homo*, lo mismo que el ya extinguido *Homo erectus*.

Genes del desarrollo
Los genes que controlan aspectos fundamentales del desarrollo embrionario. En los animales contribuyen a determinar la disposición de los órganos a lo largo de un eje longitudinal o, en los animales segmentados, en los diferentes segmentos. En las plantas con flores, organizan el patrón concéntrico de estructuras florales: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Muchos genes del desarrollo se conocen con el nombre de genes homeobox.

Genes homeobox
Ver **genes del desarrollo**.

Genética
El estudio de los **genes** y la función que desempeñan en la herencia. Los estudios genéticos clásicos consistían en experimentos de cría, con organismos como los guisantes y las moscas de la fruta, para descubrir qué genes determinan ciertas características. La genética molecular moderna examina también la estructura molecular de los propios genes.

Genoma
El conjunto total de genes que posee un organismo individual.

Genotipo
La constitución genética de un organismo individual. El término se suele utilizar en contraste con el de **fenotipo**, que es la organización física real del cuerpo.

Gimnosperma
Término que significa «semilla desnuda» y que se aplica a un grupo de plantas que incluye las coníferas, las cicadales, los ginkgos y otras formas especializadas, como la *Welwitschia*. Las gimnospermas fueron las primeras plantas que desarrollaron semillas.

Gondwana
La antigua masa continental que se formó al fragmentarse **Pangea** hace unos 180 millones de años. Posteriormente, Gondwana se fragmentó a su vez, formando los modernos continentes de América del Sur, África, India, Australasia y Antártida.

Hábitat
El ambiente concreto en el que vive un organismo individual o una especie. Dicho ambiente incluye otros organismos, además del entorno físico y las condiciones climáticas. Los hábitats proporcionan un contexto en el que la **selección natural** «pone a prueba» diversas variaciones hereditarias de la especie.

Haploide
Dícese de la dotación simple de **cromosomas** que poseen las células sexuales y ciertas fases del desarrollo de vegetales y protozoos.
Con la fecundación, los dos conjuntos de cromosomas restituyen el número **diploide** o doble de cromosomas.

Hemoglobina
Molécula que contiene hierro y transporta el oxígeno en la sangre de muchos animales.

Herencia
Transmisión de caracteres de una generación a la siguiente.

Híbrido
Los descendientes engendrados en los raros casos en que se cruzan individuos de dos especies diferentes, como el caballo y la cebra. Por lo general, el híbrido resultante es estéril.
El término se utiliza también para describir a los descendientes de dos individuos que, aunque pertenecen a la misma especie, poseen constituciones genéticas muy diferentes.

Histonas
Proteínas que existen en muchos **núcleos** celulares y que participan en la organización del complicado sistema de plegado y enrollado del **ADN** en los **cromosomas**.

Holoceno
Ver **tiempo geológico**.

Homeobox
Ver **genes homeobox** y **genes del desarrollo**.

Hormona
Molécula orgánica que se utiliza como señal o mensajero químico. En los animales, las hormonas controlan, por ejemplo, la maduración sexual. En las plantas, controlan entre otros procesos las respuestas a la dirección en que llega la luz.

Ingeniería genética
Manipulación técnica del **ADN** de los organismos. Una de sus técnicas consiste en transferir a una bacteria un **gen** concreto del **genoma** humano, para inducir la producción por la bacteria de proteínas humanas, como la insulina.

Intrón
Porción de un **gen** que se transcribe al **ARN** mensajero (ARNm), pero que no se utiliza para codificar parte de una secuencia de **aminoácidos**.
Por lo general, los genes se componen de muchas regiones codificadoras, llamadas **exones**, separadas por **intrones** no codificadores. Los segmentos del ARNm corres-

pondientes a los intrones son suprimidos por **enzimas** antes de que el ARNm dicte la construcción de una **proteína** en un **ribosoma**. En los genes de los **procariontes** no existen intrones.

Invertebrado
Animal sin columna vertebral. El término incluye una extensa gama de organismos, entre ellos los insectos, los crustáceos y los moluscos.

Línea genealógica
La línea de ascendencia evolutiva de un organismo.

Liquen
Asociación simbiótica íntima entre un hongo y algas unicelulares. Los filamentos del hongo (hifas) forman la estructura principal del liquen, y entre ellos se encuentran las algas, que pueden ser verdes o verde-azuladas. Los líquenes pueden crecer en hábitats muy áridos, incluyendo la superficie de las rocas.

Macroevolución
Evolución de nuevas especies y por encima del nivel de especie.

Meiosis
Un tipo especial de división celular, que da como resultado la formación de **gametos** o células sexuales **haploides**.
En las divisiones meióticas, las células **diploides** dan lugar a células haploides, y en los cromosomas individuales se forman nuevas combinaciones de genes, debido a la formación de **quiasmas** que producen sobrecruzamientos de segmentos cromosómicos.

Membrana
La superficie exterior de las células y de muchos **orgánulos** celulares, como las **mitocondrias** y los **cloroplastos**, están formadas por membranas.
Cada membrana está compuesta por una doble capa de fosfolípidos (moléculas grasas con carga eléctrica en un extremo) asociados con **proteínas**. Algunas de estas proteínas sobresalen de las superficies interna y externa de la membrana, y otras atraviesan la membrana de parte a parte.
El grosor de una membrana es de sólo 10 nanómetros; se necesitarían 100.000 membranas para formar una capa de 1 mm.

Mesozoo
Animal invertebrado simple, probablemente muy primitivo. Casi todos los mesozoos son parásitos internos de otros organismos y están formados por masas celulares macizas, por lo general cubiertas de flagelos. Los mesozoos carecen de aparato digestivo, sistema nervioso, sistema circulatorio y músculos.

Metabolismo
La multitud de reacciones químicas orgánicas que tienen lugar en las células y tejidos de un organismo. Muchas de estas reacciones, como la descomposición de la glucosa para obtener energía, están controladas por **proteínas** llamadas **enzimas**.

Microevolución
Los pequeños cambios genéticos que tienen lugar en poblaciones de una misma especie. Estos cambios representan la sustitución de ciertos **genes** por genes similares que ya existían en pequeño número en la población, aunque también pueden aparecer nuevas variantes génicas por pequeñas **mutaciones**.

Microfósil
Fósil de un organismo microscópico, como una bacteria, un alga verde-azulada, un protozoo o un alga verde unicelular.

Mioceno
Ver **tiempo geológico**.

Mitosis
La división de la célula y su **núcleo** en dos células hijas idénticas. Durante la mitosis, los **cromosomas** de la célula se duplican, para que cada célula hija reciba exactamente los mismos genes que tenía la célula madre. La mitosis constituye la base de casi todos los procesos de crecimiento y de la reproducción asexual.

Molécula
Dos o más **átomos** unidos por enlaces químicos. Una molécula puede ser tan pequeña como dos átomos de hidrógeno o tan grande como la molécula de ADN, que contiene millones de átomos de carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y fósforo.

Molusco
Animal perteneciente al ***filum*** Mollusca, que incluye a los caracoles, las babosas, los bivalvos, los pulpos y los calamares.

Monocotiledónea
Planta con flores cuyas semillas sólo tienen una hoja embrionaria o cotiledón. Son monocotiledóneas las gramíneas y las liliáceas. Ver también **dicotiledónea**.

Monómero
Pequeña **molécula** orgánica que puede unirse a otras moléculas similares para formar cadenas, ramificadas o sin ramificar. La serie de monómeros empalmados forma un **polímero**. Ejemplos de monómeros son los azúcares monosacáridos, como la glucosa, que pueden formar polisacáridos (polímeros) como el almidón y la celulosa; otro ejemplo son los **aminoácidos**, que se unen para formar **proteínas**.

Monotrema
Animal perteneciente a un grupo de mamíferos que ponen huevos, y que incluye el ornitorrinco y el equidna. Se cree que los monotremas representan una fase primitiva de la evolución de los mamíferos.

Morfología
La estructura anatómica de un organismo. La morfología se puede estudiar a varios niveles, desde la anatomía general a los tejidos, las formas celulares y la ultraestructura revelada por la microscopia electrónica.

Mutación
Cambio en la secuencia de **bases** de nucleótidos del ADN. Las mutaciones pueden deberse a influencias externas, como sustancias tóxicas o radiación ionizante, o pueden deberse a errores cometidos en la copia del ADN.
Casi todas las mutaciones en las partes funcionales de los **genes** producen versiones mutantes o alteradas de las **proteínas** que dichos genes codifican. Estas proteínas alteradas provocan adaptaciones y cambios en los caracteres del organismo, que pueden mejorar o empeorar su grado de **aptitud**.

Mutación adaptativa
Mutación beneficiosa, que hace aumentar el éxito reproductivo de un organismo, bien directamente, al inducir cambios adaptativos en la reproducción, bien indirectamente, al alterar procesos como la recolección de alimentos, las defensas inmunitarias o las pautas de conducta social.

Nicho
El modo de vida de una **especie**. La descripción de un nicho incluye detalles de todos los recursos utilizados por la especie, como alimentos y hábitat.

Nitrógeno
El gas más abundante en la atmósfera terrestre es también un elemento que forma parte de muchas **moléculas** orgánicas importantes, como el **ADN**, el **ARN** y las **proteínas**.

Núcleo
Bolsa membranosa que poseen todas las células de los **eucariontes** y que contiene los **cromosomas**.

Nucleótido
Ver **base**.

Oligoceno
Ver **tiempo geológico**.

Orden
Categoría de alto nivel en la **clasificación** de los organismos, formada por un conjunto de **familias** emparentadas. Por ejemplo, los cánidos, los félidos, los mustélidos, los osos, los pandas, los mapaches, las civetas y las hienas están agrupados en el orden Carnivora. Los órdenes que parecen tener un origen común se agrupan a su vez en **clases**.

Organismo
Ser vivo individual. Todas las células de un organismo pluricelular —excepto las células sexuales— tienen idéntica dotación de **genes**.

Orgánulo
Estructura interna de la célula. Algunos orgánulos se encargan de funciones muy específicas.

Por ejemplo, las **mitocondrias**, los **ribosomas** y los **cloroplastos** son responsables, respectivamente, de la producción de **ATP**, la síntesis de **proteínas** y la **fotosíntesis**. Otros, como los microtúbulos, forman parte de estructuras más grandes, como los flagelos y los centriolos.

Paleoceno
Ver **tiempo geológico**.

Paleozoico
Ver **tiempo geológico**.

Pangea
Antigua masa continental que se formó hace unos 240 millones de años. Parece que en esta fase de la historia de la Tierra todas las placas tectónicas continentales se encontraban unidas en una masa única. Más adelante, Pangea se fragmentó en dos grandes masas continentales: Laurasia y Gondwana.

Parásito
Organismo de una especie que vive a expensas de un organismo de otra especie. Por lo general, el parásito vive en el interior o en la superficie del cuerpo de su huésped, y suele obtener sus nutrientes de los tejidos corporales o del contenido intestinal del huésped.

Los parásitos pueden ser microbios como las bacterias y protozoos, u organismos mucho más grandes, como los gusanos, lampreas, insectos y murciélagos vampiros. Los parásitos de cría, como el cuco, inducen a otra especie a criar, proteger y alimentar a sus crías.

Parásito de cría
Animal que, como el cuco, induce a otra especie a criar, alimentar y proteger a sus crías.

Parentesco
Relación de consanguinidad entre individuos de la misma especie. En términos prácticos, el parentesco es una medida relativa de la cantidad de genes que un organismo tiene en común con otro.

Partenogénesis
Forma atípica de reproducción sexual, conocida como «el parto de las vírgenes», en la que huevos sin fecundar se desarrollan y dan lugar a organismos adultos. Entre los animales que se reproducen por partenogénesis se encuentran los áfidos (pulgones).

Placa tectónica
Una de las muchas secciones, grandes e irregulares, que componen la corteza terrestre. Una placa típica incluye una región espesa de corteza continental, que se alza por encima del nivel del mar. En las uniones entre las placas surge nuevo material de la corteza en forma de roca fundida que luego se solidifica, mientras que el material más antiguo es empujado por debajo de la superficie.

Las placas tectónicas se van desplazando lentamente sobre la superficie de la Tierra, provocando catástrofes geológicas, formación de montañas y **deriva continental**.

Placentario
Mamífero cuyas hembras poseen una placenta, a través de la cual se alimenta el feto que se desarrolla en el seno de la madre. Los seres humanos son placentarios.

Plásmido
«Minicromosoma satélite» de las bacterias. Los plásmidos son fragmentos circulares de **ADN** que poseen las bacterias además de su **cromosoma** circular principal.

Una célula bacteriana puede tener varios plásmidos, que contienen **genes** funcionales, como los que determinan la formación de pelos sexuales que conectan unas células con otras, y los que codifican la resistencia a los antibióticos. Estos segmentos de ADN son fáciles de manipular y se pueden transferir de una bacteria a otra, por lo cual resultan utilísimos en muchas técnicas de biología molecular, entre ellas la **ingeniería genética**.

Pleistoceno
Ver **tiempo geológico**.

Plioceno
Ver **tiempo geológico**.

Población
Grupo de individuos de la misma especie relativamente aislado de otros grupos similares, por lo que apenas se producen cruzamientos entre unas poblaciones y otras. El **flujo génico** puede ser muy intenso entre individuos de la misma población, pero es relativamente bajo entre individuos de poblaciones diferentes.

Poligenético
Cualquier carácter —como la estatura en los seres humanos— que está determinado por la acción combinada de varios **genes**.

Polímero
Molécula grande en forma de cadena, formada por el acoplamiento de muchas unidades o **monómeros**.

Polimorfismo
La existencia de múltiples variantes, cla-

ramente distinguibles, entre los organismos de una misma especie.

Los caracoles terrestres del género *Cepaea*, por ejemplo, presentan numerosas variaciones en el color y dibujo de sus conchas.

Polinización

Proceso por el que un grano de polen alcanza el estigma, u órgano receptor, de la parte femenina de la flor. La transferencia de polen entre plantas de la misma especie se lleva a cabo con la ayuda del agua, el viento o animales como los insectos, pájaros y murciélagos.

Precámbrico

Ver **tiempo geológico**.

Presión selectiva

Presión o fuerza que determina la dirección de los cambios favorecidos por la selección natural en cada momento, según las circunstancias ambientales. Los climas fríos, por ejemplo, ejercen una presión selectiva sobre los mamíferos, que favorece adaptaciones como la piel gruesa o el pelaje tupido, para conservar el calor.

Procarionte

Organismo de células procarióticas, uno de los dos tipos de célula que han evolucionado en la Tierra. Los procariontes fueron los primeros en aparecer y en la actualidad están representados por las bacterias y las algas verde-azuladas. Las células procarióticas carecen de **núcleo**. Su información genética está contenida en un único **cromosoma** circular, y su citoplasma es relativamente simple, con pocos **orgánulos** aparte de los **ribosomas**. Ver también **eucariontes**.

Proteína

Molécula de gran tamaño, formada por una secuencia de **aminoácidos** determinada por el **código genético** del **ADN**. Las proteínas son los principales componentes estructurales de las células.

Protozoo

Animal unicelular eucarionte. Los protozoos modernos incluyen las amebas, los ciliados y los flagelados.

Quiasma

Punto de cruzamiento entre dos **cromosomas**. Durante la formación de las células sexuales —espermatozoides y óvulos— estos puntos son los lugares donde se intercambian segmentos de cromosomas entre los miembros de cada par.

Los cromosomas se cortan por los quiasmas, se cambian los empalmes y se forman nuevos cromosomas híbridos. De este modo, en la descendencia producida por reproducción sexual aparecen nuevas combinaciones de genes ya existentes.

Radiación adaptativa

Proceso evolutivo por el que una especie o grupo de especies se diversifica en un gran número de especies nuevas. Las nuevas especies presentan modos de vida más variados y ocupan más nichos que sus antepasados. Por ejemplo, desde el final del Cretácico, los antepasados de los mamíferos se han diversificado dando lugar a una gran variedad de formas animales, que van desde los murciélagos hasta las ballenas.

Reacción en cadena de la polimerasa (RCP)

Técnica de biología molecular que permite copiar una y otra vez cantidades muy pequeñas de **ADN**. De este modo, incluso los fragmentos de **genes** de los **fósiles** se pueden amplificar en cantidad suficiente para poder analizar sus secuencias de **bases**.

Receptor

Célula de un órgano sensorial que responde a ciertos estímulos del ambiente. Por ejemplo, los conos y bastones de la retina son receptores sensibles a la luz.

También se aplica el término a **proteínas** situadas en la superficie externa de la célula, y que responden a la presencia de **moléculas** específicas. Por ejemplo, hay proteínas receptoras que responden a la presencia de hormonas en el exterior de la célula.

Recombinación génica

Formación de nuevas combinaciones génicas mediante la reproducción sexual, que se realiza en dos fases: en primer lugar, durante la **meiosis**, los genes se recombinan en los cromosomas. A continuación, después de la **fecundación**, dos de estas dotaciones cromosómicas **haploides** se unen, formándose una nueva dotación **diploide**.

Replicación

Formación de una nueva copia de un **gen** o una **molécula** de **ADN**.

Reproducción

La generación de descendientes por parte de un organismo. La reproducción sexual da lugar a nuevas combinaciones génicas en la descendencia, mientras que la asexual suele dar lugar a descendientes idénticos.

Reproducción sexual

Proceso en el que dos **gametos** o células sexuales, uno masculino y otro femenino, se unen para formar la primera célula de un nuevo organismo. En la mayoría de las especies, los organismos que producen los gametos masculinos y femeninos están también diferenciados en sexos.

Ribosoma

Pequeña estructura globular de las células, donde se lleva a cabo la síntesis de **proteínas**. Todas las células de los organismos **procariontes** y **eucariontes** poseen ribosomas, que están compuestos por **ARN** ribosómico y proteína.

Ripidistio

Pez perteneciente a un grupo extinguido de peces óseos, emparentados con los actuales celacantos y peces pulmonados. Los ripidistios están considerados como los antepasados más probables de los anfibios.

Roca sedimentaria

Roca formada por la acumulación de capas de sedimentos acuáticos y terrestres. Dichos sedimentos pueden consistir en fango, arcilla o arena depositada en el fondo del mar o de los lagos, o en los pantanos. En tierra, los sedimentos pueden ser arenas arrastradas por el viento o cenizas y polvo volcánicos. Los **fósiles** suelen encontrarse en las rocas sedimentarias.

Selección

El impacto del ambiente o de la acción humana sobre la supervivencia o el éxito reproductivo de los organismos individuales. A lo largo de muchas generaciones, la selección natural o artificial de caracteres hereditarios puede alterar la constitución genética de una población de individuos interfecundables.

Selección natural
El principal proceso evolutivo, que selecciona ciertas variantes naturales de una **especie** en virtud de su mayor éxito reproductivo.
En ciertas condiciones ambientales, las variantes naturales de una especie presentan diferentes grados de éxito reproductivo. Las variantes más eficientes en dichas condiciones engendrarán más descendencia.
Si las características ventajosas son hereditarias, los **genes** que las determinan se harán cada vez más frecuentes en la población. De este modo, el ambiente «selecciona» ciertas variantes entre las muchas que constantemente se producen al azar dentro de una población.

Silúrico
Ver **tiempo geológico.**

Simbiosis
Asociación íntima y mutuamente benéfica entre dos o más especies, que adquieren un mayor grado de **aptitud** viviendo juntas que si vivieran separadas.
En las simbiosis obligadas, las especies asociadas no pueden vivir la una sin la otra. Por ejemplo, los termes no podrían sobrevivir sin los protozoos y bacterias intestinales que digieren la celulosa del material vegetal que comen. A su vez, dichos microorganismos sólo pueden vivir en el intestino de los termes. Hay un tipo de simbiosis llamado endosimbiosis, en el que una de las especies vive dentro de las células de la otra; por ejemplo, ciertas algas verdes unicelulares que viven dentro de las células del celentéreo *Hydra*.

Simpátricas
Término que se aplica a las **especies** cuyas distribuciones geográficas se solapan. Ver también **alopátrica.**

Sistema inmunitario
El conjunto de **moléculas** y células de un organismo que se encargan de la defensa contra los ataques de agentes patógenos o parásitos, y contra la presencia de células cancerosas. Dos componentes fundamentales del sistema inmunitario son las células devoradoras de bacterias (macrófagos) y las moléculas protectoras (anticuerpos).

Taxonomía
Estudio de la **clasificación** de los organismos. Cada agrupación de organismos, en cualquier nivel de la jerarquía clasificatoria, se denomina taxón.

Terapia génica
Curación o tratamiento de enfermedades de origen genético, como la fibrosis cística, mediante la introducción de genes «adecuados» en las células somáticas del paciente.

Terápsido
Reptil con aspecto de mamífero, perteneciente al **orden** Therapsida, como el *Dicynodon*. Dichos reptiles debieron aparecer a principios del **Pérmico** y se cree que fueron los antepasados directos de los mamíferos.

Terciario
Ver **tiempo geológico.**

Tiempo geológico
División de la historia de la Tierra en eras, períodos y épocas, tal como indica la tabla de la derecha:

ERA	PERÍODO	ÉPOCA	Millones de años atrás
PRECÁMBRICA			4.600
PALEOZOICA	Cámbrico		570
	Ordovícico		500
	Silúrico		440
	Devónico		410
	Carbonífero		365
	Pérmico		290
MESOZOICA	Triásico		245
	Jurásico		210
	Cretácico		140
CENOZOICA	Terciario	Paleoceno	65
		Eoceno	55
		Oligoceno	38
		Mioceno	25
		Plioceno	5
	Cuaternario	Pleistoceno	2
		Holoceno	0,01

Transcripción
Conversión de una secuencia de **bases** de **ADN** en una secuencia equivalente de **ARN** mensajero.

Transferencia de genes
Técnica de biología molecular para transferir genes de un organismo a otro. Como vehículo para la transferencia suelen utilizarse virus, aunque también es posible «inyectar» genes en células con una «pistola génica».

Transposón
Segmento de **ADN** también llamado «gen saltarín». El transposón posee la capacidad de insertar una copia de sí mismo en otra sección de la misma **molécula** de ADN o en otra molécula de ADN.

Triásico
Ver **tiempo geológico.**

Trilobites
Antiguos artrópodos acuáticos que se extinguieron a finales del período **Pérmico.**

Tripletes, código de
Secuencia funcional de tres **bases** de nucleótidos en una **molécula** de **ADN** o de **ARN**. Cada triplete codifica un **aminoácido** para la síntesis de una **proteína.**

Variación
La diferencia entre los **fenotipos** de los diferentes individuos de una **especie.**

Vertebrado
Animal **cordado** que posee columna vertebral. El grupo incluye a los peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

Virus
Forma de vida muy simple, consistente en una cápsula de moléculas de **proteínas** que rodea a un **genoma** formado por **ADN** o **ARN**. Son parásitos y sólo pueden reproducirse en el interior de otras células.

Xilema
Sistema vascular de las plantas, para la conducción de agua. Los vasos del xilema

son tubos huecos formados por la paredes celulósicas de células muertas. Transportan agua y sales minerales desde las raíces al resto de la planta. La acumulación de capas de xilema forma la madera. Ver también **floema.**

Zigoto

La célula **diploide** que resulta de la fusión de los **gametos** masculino y femenino en la **fecundación**. El zigoto se divide por **mitosis** y va formando un nuevo individuo.

BIBLIOGRAFÍA

Aiello, L., *Discovering the Origins of Mankind,* Longman, Harlow, Essex, RU, 1982.

Alberts, B. y Bray, D.; Lewis, J.; Raff, M.; Roberts, K.; Watson, J. D., *Molecular Biology of the Cell,* Garland, Nueva York y Londres, 1989.

Arduini, P. y Teruzzi, G., *The Macdonald Encyclopedia of Fossils,* Macdonald, Londres, 1986.

— *Simon and Schuster's Guide to Fossils,* Simon and Schuster, Nueva York, 1987.

Attenborough, D.; *Life on Earth: A Natural History,* Reader's Digest/William Collins/BBC, Londres y Nueva York , 1980; Little, Brown, Nueva York, 1983;

— *The Trials of Life: A Natural History of Animal Behavior,* Reader's Digest/Harper Collins/BBC, Londres y Nueva York, 1992; Little, Brown, Nueva York, 1991.

Austin, O. L., Jr., *Birds od the World,* Country Life Books/ Hamlyn, Twickenham, RU, 1987; Western Publishing, Nueva York, 1983.

Axelrod, H. R., *African Cichlids of Lakes Malawi and Tanganyika,* T. F. H. Publications, Reigate, Surrey, RU, 1973; Neptune City, N. J., 1973.

Ayensu, E. S. (ed). *Jungles,* Jonathan Cape, Londres, 1980; Crown, Nueva York, 1980.

Baker, R., *Migration Paths Through Time and Space,* Hodder & Stoughton, Londres, 1982;

— (ed.) *The Mystery of Migration,* Macdonald, Londres, 1980.

Berry, R. J., *Inheritance and Natural History,* Collins, Londres, 1990.

Bowlby, J., *Charles Darwin: A New Biography,* Hutchinson, Londres, 1990; Norton, Nueva York, 1991.

Brown, M. H., *The Search for Eve,* Harper & Row, Londres, 1990; Harper Collins, Nueva York, 1991.

Catton, C., *Pandas,* Christopher Helm, Londres, 1990; Facts on File, Nueva York, 1990.

Catton, C. y Gray, J.,*Sex in Nature,* Groom Helm, Londres y Sidney, 1985; Brooks on Demand, Ann Arbor, Mich., 1985.

Cloudsley-Thompson, J., *Animal Migration,* Orbis, Londres, 1978.

Cockburn, A., *An Introduction to Evolutionary Ecology,* Blackwell Scientific, Londres, 1991.

Cox, profesor C. B. y Moore, P. D., *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach,* Blackwell Scientific, Londres, 5.ª ed., 1993; Cambridge, Mass., 1993.

Cox, profesor C. B. y profesor Savage, R. J. G; profesor Gardiner, B.; Dixon, D., *Macmillan Encyclopedia of Dinosaurs and Prehistoric Animals,* Macmillan, Londres y Nueva York, 1988.

Crick, F., *Life Itself: Its Origin and Nature,* Macdonald, Londres y Sidney, 1981; Simon and Schuster, Nueva York, 1982.

Dawkins, R., *The Selfish Gene, 2.ª ed.,* Oxford University Press, Oxford, 1989, y Nueva York, 1990.

Desmond, A. y Moore, J., *Darwin,* Michael Joseph, Londres, 1991, Warner Books, Nueva York, 1992.

Diamond, A. W. y Schreiber, R. L.; Attenborough, D.; Prestt, I., *Save the Birds,* Cambridge University Press, Londres y Nueva York, 1987.

Downer, J., *Supersense: Perception in the Animal World,* BBC Books, Londres, 1988; Seaver Books, Nueva York, 1989.

Dorit, R. L. y Walker, W. F., Jr., Barnes, R. D., *Zoology,* Saunders College/Holt, Rinehart & Winston, Orlando, Florida, 1991.

Edey, M. A. y Johanson, D. C., *Blueprints: Solving the Mystery of Evolution,* Oxford University Press, Oxford, 1990; Little, Brown, Boston, Mass., 1989.

Ehrlich, P. y A., *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearence os Species,* Random House, Nueva York, 1981.

Fincham, A. A., *Basic Marine Biology,* British Museum (Historia Natural)/Cambridge University Press, Londres y Cambridge, Mass., 1984.

Fisher, J. y Peterson, R. T., *World of Birds,* Crescent Books, Nueva York, 1988.

Ford, E. B., *Ecological Genetics,* Chapman & Hall, Londres, 3.ª ed., 1971; Nueva York, 4.ª ed., 1979.

Fortey, R., *Fossils: The Key to the Past,* Natural History Museum Publications, Londres, 2.ª ed., 1991; Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1991.

Friday, A. e Ingram, D. S., (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Life Sciences,* Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York, 1985.

Fryer, G. e Iles, T. D., *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution,* Oliver & Boyd, Edimburgo, 1972.

Gamlin, L. y Vines, G. (eds.), *The Evolution of Life,* Collins, Londres, 1987; Oxford University Press, Nueva York, 1987.

Gibbons, B., *How Flowers Work: A Guide to Plant Biology,* Blandford Press, Dorset, RU, 1984; Sterling Pb., Nueva York, 1984.

Gould, S. J., *Bully for Brontosaurus: Reflections in Natural History,* Hutchinson Radius, Londres, 1991.

— *Eight Little Piggies,* Cape, Londres, 1991; Norton, Nueva York, 1991.

— *Hen's Teeth & Horse's Toes: Further Reflections in Natutal History,* Norton, Londres y Nueva York, 1983.

— *The Panda's Thumb: More Reflections in Natural History,* Norton, Londres y Nueva York, 1980.

— *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*, Hutchinson Radius, Londres, 1991; Norton, Nueva York, 1990.

Gregory, profesor K. J. (ed.), *The Guinness Guide to the Restless Earth,* Guinness, Middlesex, R. U., 1990.

— *The Earth's Natural Forces,* Oxford University Press, Nueva York, 1990.

Hamilton, W. R. y A. R. Woolley, *The Hamlyn Guide to Minerals, Rocks and Fossils,* Hamlyn, Londres, 1974; *The Henry Holt Guide to Minerals, Rocks and Fossils,* Henry Holt & Co., Nueva York, 1989.

Heywood, profesor V. H. (ed.), *Flowering Plants of the World,* Croom Helm, Londres, 1985; Prentice Hall, Nueva York, 1985.

Hill, J. E. y J. D. Smith, *Bats: A Natural History,* British Museum (Historia Natural), Londres, 1984; University of Texas Press, Austin, Texas, 1992.

Huxley, A., *Green Inheritance,* Collins/Harvell, Londres, 1984; FWEW, Nueva York, 1992.

James, W. O., *An Introduction to Plant Physiology,* Oxford University Press, Oxford, 7.ª ed., 1973.

Johanson, D. y M. A. Edey, *Lucy: The Beginnings of Humankind,* Granada, Londres y Nueva York, 1981; Simon and Schuster, Nueva York, 1990.

Kimber, G. y M. Feldman, *Wild Wheat: An Introduction,* TheWeizmann Institute of Science, Rehovot, Israel, 1987.

Koning, A., *Cichlids and all other Fishes of Lake Malavi,* T. F. H. Publications, Portsmouth, R. U.; Neptune City, N. J., 1990.

Laithwaite, E. y A. Watson, P. E. S. Whalley, *The Dictionary of Butterflies and Moths,* Michael Joseph, Londres, 1975.

Lambert, D., *The Cambridge Field Guide to Prehistoric Life,* Cambridge University Press, Cambidge, 1985; Books on Demand, Ann Arbor, Mich.,1985.

Leakey, R. E., *Human Origins,* Hamish Hamilton, Londres, 1982.

— *Origins: What New Discoveries Reveal about the Emergence of our Species and its Possible Future,* Dutton, Nueva York, 1982.

— *The Making of Mankind,* Michael Joseph, Londres, 1981.

Lewin, R., *Human Evolution: An Illustrated Introduction,* Blackwell Scientific, Londres, 2.ª ed., Cambridge, Mass., 1989.

Lewington, A., *Plants for People,* Natural History Museum Publications, Londres, 1990; Oxford University Press, Nueva York, 1990.

Mackean, D. G., *Introduction to Biology,* John Murray, Londres, 1978; International Ideas, Filadelfia, Pens.,1981.

Margulis, L. y R. Fester (eds.), *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis,* MIT Press, Cambridge, Mass., y Londres, 1991.

Margulis, L. y K. V. Schwartz, *Five Kingdoms: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth,* W. H. Freeman, Nueva York, 2.ª ed., 1988.

Maynard-Smith, J., *Evolutinary Genetics,* Oxford University Press, Londres y Nueva York, 1989.

Cómo funciona la naturaleza, Editorial Debate, Madrid, 1993.

Moore, profesor D. M.(ed.), *Green Planet: The Story of Plant Life on Earth,* Cambridge University Press, Londres y Nueva York, 1982.

— *Plant Life,* Oxford University Press, Nueva York, 1991.

— *The Guinness Guide to Plants of the World,* Guinness, Enfield, Middlesex, R. U., 1991.

Moorehead, A., *Darwin and the Beagle,* Penguin, Londres y Nueva York, 1971; Viking-Penguin, Nueva York, 1979.

Norman, D. B., *Dinosaur!,* Boxtree, Londres, 1991; Prentice Hall, Nueva York,1991.

— *The Illustrated Enciclopedia of Dianosaurs,* Salamander, Londres, 1985.

O'Toole, C. y A. Raw, *Bees of the World,* Blandford, Londres, 1991; Facts on File, Nueva York, 1992.

Parker, H. W., *Snakes: A Natural History,* British Museum (Historia Natural), Cornell University Press, Londres e Ithaca, N. Y., 2.ª ed., 1977.

Pellant, C.(ed.), *Earthscope,* Salamander, Londres,1985.

Preston-Mafham, R. y K., *Spiders of the World,* Blandford, Dorset, R. U., 1984; Facts on File, Nueva York, 1984.

Raup, D. M., *Extinction: Bad Genes or Bad Luck?,* Norton, Nueva York y Londres, 1991.

Ricklefs, R. E., *Ecology,* Nelson, Londres, 1973; 3.ª ed., W. H. Freeman, Nueva York, 1989.

Ridley, M., *The Problems of Evolution,* Oxford University Press, Oxford y Nueva York, 1985.

Sherman, P. W. y J. U. M. Jarvis, R. D. Alexander, *The Biology of the Naked Mole-rat,* Princeton University Press, Nueva Jersey, 1991.

Stack, A., *Carnivorous Plants,* Ebury, Londres, 1979; MIT Press, Cambridge, Mass., 1980.

Stanley, M. y G. Andrykovitch, *Living: An Introduction to Biology* , Addison-Wesley, Reading, Mass., 1982.

Stott, P., *Historical Plant Geography* , Allen & Unwin, Londres, 1981; (Paul & Co. Consortium) Concord, Mass., 1981.

Strickberger, M. W., *Evolution,* Jones and Barlett, Boston, 1990.

Thomas, B., *The Evolution of Plants and Flowers,* Peter Lowe, Londres, 1981.

Thompson, K. S., *Living Fossil:The Story of the Coelacanth,* Hutchinson Radius, Londres, 1991.

Thurman, H. V., *Introductory Oceanography*, Macmillan, Nueva York, 6.ª ed., 1990.

Wallace, A. R., *A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro*, Reeve, Londres, 1853; Haskell, 1989.

Whitfield, P. W. y Peter D. Moore, B. Cox, *The Atlas of the Living World*, Weidenfeld and Nicolson, Londres, 1989; Hougton Mifflin, Boston, 1989.

Wilson, E. O., *The Insect Societies*, Belknap, Cambridge, 1971.

Wills, C., *The Winsdom of the Genes: New Pathways in Evolution*, Oxford University Press, Londres, 1991; Basic Books, Nueva York, 1991.

Wolken, J. J., *Invertebrate Photoreceptors: A Comparative Analysis*, Academic, Londres y Nueva York,1971.

Wye, K. R., *The Illustrated Encyclopaedia of Shells*, Headline, Londres, 1991.

Young, J. Z., *The Life of Vertebrates*, Clarendon Press, Oxford, 3.ª ed., Oxford University Press, Nueva York, 1991.

Zohary, D., *Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Cultivated Plants in West Asia and the Nile Valley*, Clarendon Press, Oxford, 1988; Oxford University Press, Nueva York, 1988.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

CRÉDITOS FOTOGRÁFICOS

a = arriba, *ab* = abajo, *i* = izquierda, *d* = derecha

2/3 G. Brad Lewis/Tony Stone Associates; 6 Bob Fredrick/Oxford Scientific Films; 8 David Hiser/The Image Bank; 9 Vaughan Fleming/Science Photo Library; 10 Colección Down House/Syndication International; 11 Breck P. Kent/Oxford Scientific Films; 12/13 Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library; 13 P. Morris/Ardea; 20*i* Sinclair Stammers; 20*d* Vaugham Fleming/Science Photo Library; 21*a* S. Conway Morris/Dept. of Earth Sciences, Universidad de Cambridge; 21*ab* Dr. B. Booth/G. S. F. Picture Library; 23 Jane Burton/Bruce Coleman; 24 Dr. Peter Wellnhofer/Museum für Naturkunde, Berlín; 26/27 G. I. Bernard/Oxford Scientific Films; 27 Claude Nuridsany & Marie Perennou/Science Photo Library; 29 The Natural History Museum; 46 J. Carmichael/The Image Bank; 47 Dr. Gopal Murti/Science Photo Library; 48 Lynn M. Stone/ The Image Bank; 49 Jon Gardey/Robert Harding Picture Library; 51 Zefa Picture Library; 53 Joan Root/Survival Anglia; 56 Dr. Gopal Murti/Science Photo Library; 57 Prof. Luc Montagnier, Instituto Pasteur/Science Photo Library; 65 Stephen Dalton/NHPA; 68 Sandra Lousada/Susan Griggs Agency; 68/69 Jacqui Farrow/Bubbles; 70 Mark Mattock/Planet Earth Pictures; 72/73 Jonathan Blair/Susan Griggs Agency; 74 Jackie Lewin, Royal Free Hospital/Science Photo Library; 76/77 Dan Guravich, Photo Researchers Inc/Oxford Scientific Films; 78/79 Matthews/Network; 84 Bill Wood/NHPA; 85 Dr. P. W. Whitfield; 90 G. I. Bernard/Oxford Scientific Films; 91 Frank Fournier/Colorific!; 92/93 Alain compost/Bruce Coleman; 94 Tony Stone Associates; 96 Frank Fournier/Colorific!; 97 John Visser/Bruce Coleman; 98/99 Carol Hughes/Bruce Coleman; 100/101 Jeff Foott/Bruce Coleman; 102/103 Jim Watt/Zefa Picture Library; 104/105 David Hughes/Bruce Coleman; 106 Dr. Eckart Pott/Bruce Coleman; 106/107 Peter Johnson/NHPA; 108 Anthony Bannister/NHPA; 110 Jean-Paul Ferrero/Ardea; 111 Robert Hessler/Planet Earth Pictures; 112/113 Cameron Read/Planet Earth Pictures; 113 Judd Cooney/Oxford Scientific Films; 114/115 M. P. L. Fogden/Oxford Scientific Films; 116/117 Tom Ulrich/Oxford Scientific Films; 117 John Downer/Planet Earth Pictures; 118 S. Maslowski/FLPA; 119 Stephen Dalto/Oxford Scientific Films; 120 Michael Fogden/Oxford Scientific Films; 122 Tom McHugh/Zefa Picture Library; 124 Max Gibbs/Oxford Scientific Films; 125 Robert P. Carr/Bruce Coleman; 126/127 Gunter Ziesler/Bruce Coleman; 128/129 Stefan Meyers/Ardea; 130/131 Dr. Scott Nielsen/Bruce Coleman; 131 Jen & Des Barlett/Bruce Coleman; 132 Michael Nichols/Magnum Photos; 133 Michael Holford; 134 Geoff Dore/Tony Stone Associates; 135 Sean Morris/Oxford Scientific Films; 136 Joe van Os/The Image Bank; 136/137 Doug Perrine/Planet Earth Pictures; 138/139 Michael Fogden/Bruce Coleman; 140 Jean-Paul Ferrero/Auscape International; 141 Jen & Des Bartlett/Bruce Coleman; 142 Otorohanga Zoological Society; 144 Michael Fogden/Oxford Scientific Films; 145 I. R. Beames/Ardea; 148/149 Kathie Atkinson/Auscape International; 150/151*a* Clem Haagner/Ardea; 150/151*ab* K. Ammann/Planet Earth Pictures; 152 R. Thwaites/NHPA; 153 Stephen Dalton/NHPA; 154 Brian Rogers/Biofotos; 154/155 M. W. Gillam/Auscape International; 156/157 David Curl/Oxford Scientific Films; 157 Peter Steyn/Ardea; 158/159 Michael Fogden/Oxford Scientific Films; 162 Jeff Foott/Survival Anglia; 163 Peter Scoones/Planet Earth Pictures; 165 E. A. Janes/NHPA; 166 John Mason/Ardea; 168 Manfred Kage/Science Photo Library; 169 Peter Menzel/Science Photo Library; 173 Agence Nature/NHPA; 175 Ken Lucas/Planet Earth Pictures; 179 David Simonson/Oxford Scientific Films; 187 Walter Álvarez/Science Photo Libray; 189 Dr. L. Caro/Science Photo Library; 195 CNRI/Science Photo Library; 199 Peter Menzel/Science Photo Library; 200 Frans Lanting/Zefa Picture Library.

CRÉDITOS DE LAS ILUSTRACIONES

Símbolos de los capítulos: Lorraine Harrison

10 Myke Taylor; 12 Myke Taylor; 14 Myke Taylor; 16 Myke Taylor; 17 Bill Donohoe; 18/19 Mainline Design; 22/23 Mainline Design; 24/25*a* Michael Woods; 24/25*ab* Mainline Design; 26/27 Mainline Design 28/29 Bill Donohe; 30/31 gráfico: Ann Winterbotham, escala temporal: Gordon Cramp; 33 gráfico de color: Steve Kirk; 34/35 gráfico: Ann Winterbotham, escala temporal: Gordon Cramp, gráfico de color: Steve Kirk; 36/37 gráfico: Ann Winterbotham, escala temporal: Gordon Cramp; gráfico de color: Steve Kirk; 38/39 Ann Winterbotham; 40/41 Steve Kirk; 42/43 Ann Winterbotham; 44/45 Frank Kennard; 48 Tony Graham; 49 Robert Gillmor; 50/51 David Wood; 52/53 David Wood; 54/55 David Wood; 56/57 David Ashby; 58/59 Sue Sharples; 60/61 David Ashby; 62/63 David Ashby, fondo; David Wood; 64/65 David Ashby; 66/67 Bill Donohoe; 68/69 David Ashby; 71 Mainline Design; 72/73 David Ashby; 74/75 Michael Woods, mapa: Sue Sharples; 76 Michael Woods; 77*i* Robert Gillmor; 78/79 Alan Male; 80/81 Bill Donohoe; 82/83 Bill Donohoe; 84/85 Aziz Khan; 86/87 Bill Donohoe; 88/89 Frank Kennard; 92 David Ashby; 95 Howard Dyke; 96/97 David Ashby; 99 David Ashby; 100 Graham Allen; 101*a* David Ashby; 101*ab* Graham Allen; 102/103 David Ashby; 107 David Ashby; 109 Mainline Design; 110 Annabel Milne; 111*a* Annabel Milne; 111*ab* Mainline Design; 112 Mainline Design; 114 David Ashby; 117 David Ashby; 118*a* Graham Allen; 118*ab* Michael Woods; 121 Howard Dyke; 122 David Ashby; 123*a* Graham Allen; 123*ab* Mainline Design; 125*a* Michael Woods; 125*ab* Annabel Milne; 128/129 Michael Woods; 131 Michael Woods; 132 Annabel Milne; 135 David Ashby; 136/137 Howard Dyke; 138 David Ashby; 140/141 Michael Woods; 142*a* Ann Winterbotham; 142*ab* Michael Woods; 143 Michael Woods; 145 Michael Woods; 146/147 ilustración: Mainline Design, gráfico: Ann Winterbotham; 147 Annabel Milne; 152 David Ashby; 153 Michael Woods; 154 Michael Woods; 155 David Ashby; 157 Annabel Milne; 158 Vanessa Luff; 160/161 David Ashby; 162*a* David Ashby; 162*ab* Annabel Milne; 164 Vanessa Luff; 167*ai* Michael Woods; 167*ad* Colin Newman; 167*ab* David Ashby; 170/171 Bill Donohoe; 172 Aziz Khan; 174/175 Aziz Khan; 175 Steve Kirk; 176/177 Aziz Khan; 178-193 Bill Donohoe; 194/195 Aziz Khan; 196/197 Bill Donohoe.